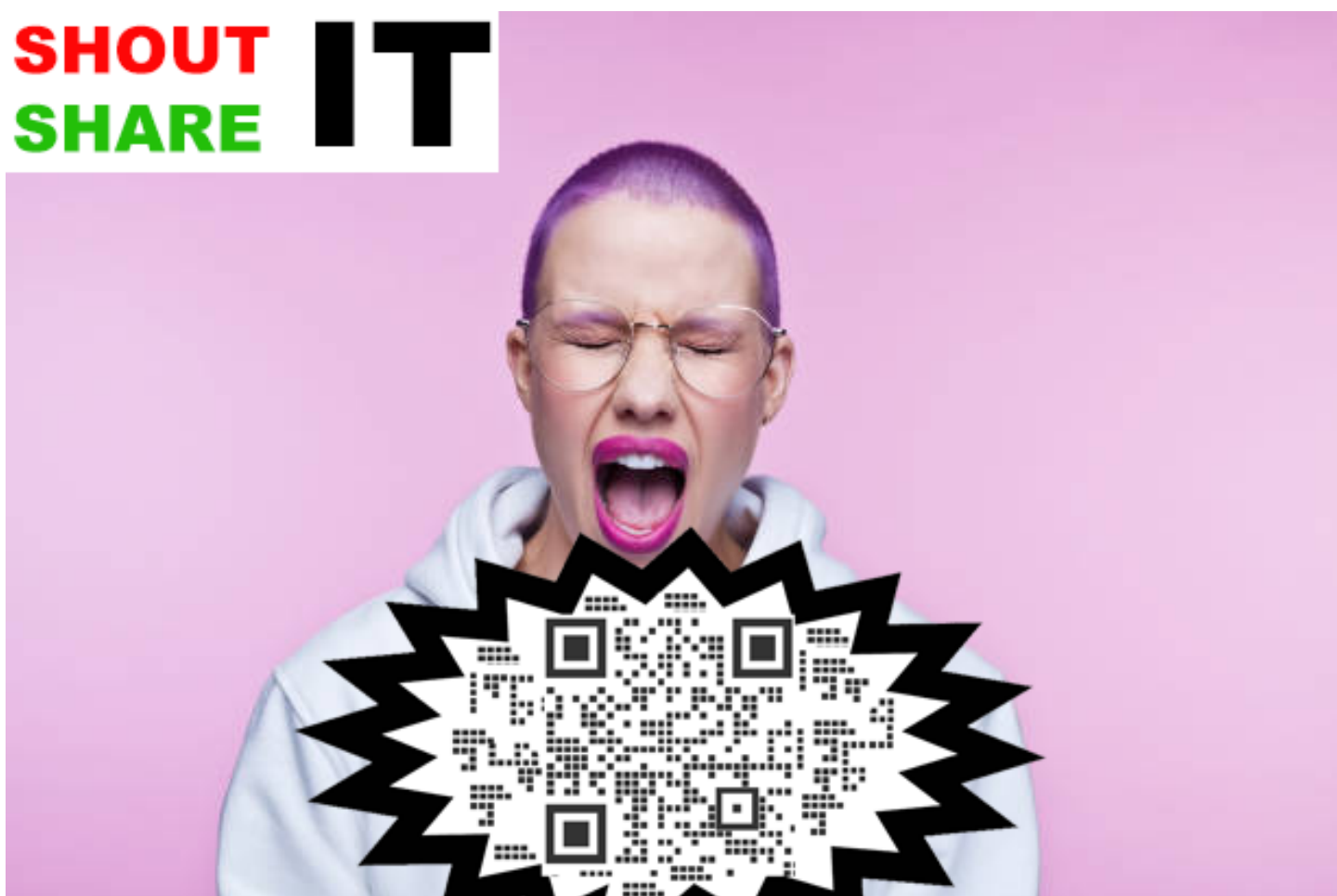


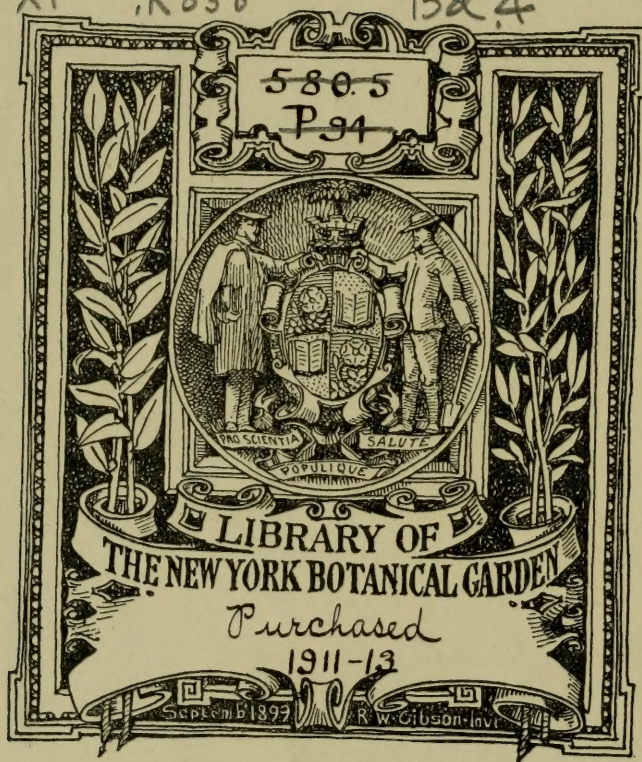
SHOUT
SHARE **IT**



XP

.R858

Bd. 4



PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

VIERTER BAND

MIT 154 ABBILDUNGEN



LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1913

XI
R858
Bd. 4

Alle Rechte vorbehalten.



LIBRARY
OF THE
BOTANICAL
GARDEN

Inhaltsverzeichnis.

Erstes Heft.

	Seite
Alfred Burgerstein, Fortschritte in der Technik des Treibens der Pflanzen	1
L. Blaringhem, La notion d'espèce et la disjonction des hybrides, d'après Charles Naudin	27
René Maire, La Biologie des Urédinales.	109

Zweites Heft.

Ernst Willy Schmidt, Pflanzliche Mitochondrien.	163
Paul Bertrand, L'étude anatomique des Fougères anciennes et les problèmes qu'elle soulève.	182

Drittes und viertes Heft.

Oswald Richter, Die Reinkultur und die durch sie erzielten Fortschritte vornehmlich auf botanischem Gebiete	303
J. P. Lotsy, Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage	361
A. Guilliermond, Les Progrès de la cytologie des Champignons	389

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

VIERTER BAND. ERSTES HEFT

MIT 7 ABBILDUNGEN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1911

Inhalt.

	Seite
BÜRGERSTEIN, ALFRED: Fortschritte in der Technik des Treibens der Pflanzen. Mit 7 Textfiguren	1
BLARINGHIEM, L.: La notion d'espèce et la disjonction des hybrides, d'après CHARLES NAUDIN (1852—1875)	27
MAIRE, RENÉ: La Biologie des Urédinales (État actuel de la question)	109

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Neueste Veröffentlichungen:

Gesammelte theoretische Abhandlungen über Gärungsorganismen. Von Emil Chr. Hansen. Nach seinem Tode herausgegeben von Alb. Klöcker, Extr. Vorsteher an dem Carlsberg-Laboratorium Kopenhagen. Mit 1 Porträt und 96 Abbildungen im Text. 1911. Preis: 18 Mark.

Inhaltsübersicht: Vorwort. — I. Untersuchungen über die Organismen der Luft (2 Abhandl.) — II. Untersuchungen über den Kreislauf der Alkoholgärungspilze (4 Abhandl.) — III. Andere Untersuchungen über Alkoholgärungspilze. (22 Abhandl.) — IV. Untersuchungen über Essigsäurebakterien. (3 Abhandl.) — V. Abhandlungen über die Methodik der Reinzucht. (2 Abhandl.) — VI. Verzeichnis der von Emil Chr. Hansen veröffentlichten Arbeiten.

Nicht allein die Bedeutung Emil Chr. Hansens für die Gärungsfragen, sondern auch sein eigener Wunsch berechtigen zu der vorliegenden gesammelten Ausgabe. Der Grund ist namentlich der, daß ein großer Teil der Abhandlungen in ihrer vollständigen Gestalt sich nur auf Dänisch und nur in einem kurzen Resumé auf Französisch fanden. In den letzten Jahren sind jedoch die Abhandlungen in den Mitteilungen des Carlsberg-Laboratoriums im ganzen ins Französische übertragen und einige hiervon sind wieder ins Deutsche übersetzt worden; aber sowohl diese als die früheren Übersetzungen waren nicht glücklich und es finden sich an mehreren Stellen positive Fehler, so daß sogar das direkte Gegenteil von dem dasteht, was sich ursprünglich im Original fand.

Die in dieser Gesamtausgabe aufgenommenen Arbeiten sind so ausgewählt, daß nichts doppelt gesagt ist, und es ist ferner eine systematische Einteilung versucht worden. Die gesammelten Abhandlungen eines Klassikers auf dem Gebiete der Mykologie werden daher auf weiteste Beachtung rechnen dürfen.

Die Abstammungslehre. Zwölf gemeinverständliche Vorträge über die Deszendenztheorie im Licht der neueren Forschung. Von O. Abel (Wien), A. Brauer (Berlin), E. Dacqué (München), F. Doflein (München), K. Giesenhausen (München), R. Goldschmidt (München), R. Hertwig (München), P. Kammerer (Wien), H. Klaatsch (Breslau), O. Maas (München), R. Semon (München). Mit 325 teils farbigen Abbildungen im Text. 1911.

Preis: 11 Mark, geb. 12 Mark.

Inhalt. I. Vortrag. Einleitung in die Abstammungslehre. Von Geh. Rat Prof. Dr. Richard Hertwig (München). — II. u. III. Vortrag. Die Artbildung im Lichte der neueren Erblichkeitslehre. Von Prof. Dr. Richard Goldschmidt (München). — IV. Vortrag. Können erworbene Eigenschaften vererbt werden? Von Prof. Dr. Richard Semon (München). — V. Vortrag. Zuchtversuche zur Abstammungslehre. Von Privatdozent Dr. Paul Kammerer (Wien). — VI. Vortrag. Die Stellung der modernen Wissenschaft zu Darwins Auslesetheorie. Von Prof. Dr. Franz Doflein (München). — VII. Vortrag. Tiergeographie und Abstammungslehre. Von Dr. August Brauer (Berlin). — VIII. Vortrag. Paläontologie, Systematik und Deszendenzlehre. Von Dr. Edgar Dacqué (München). — IX. Vortrag. Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre. Von Prof. Dr. O. Abel (Wien). — X. Vortrag. Die Tatsachen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte und die Abstammungslehre. Von Prof. Dr. Otto Maas (München). — XI. Vortrag. Anzeichen einer Stammesentwicklung im Entwicklungsgang und Bau der Pflanzen. Von Prof. Dr. Karl Giesenhausen (München). — XII. Vortrag. Die Stellung des Menschen im Naturganzen. Von Prof. Dr. Hermann Klaatsch (Breslau). — Register.

Fortschritte in der Technik des Treibens der Pflanzen.

Von

Dr. Alfred Burgerstein.

Mit 7 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Die sog. Ruheperioden der Pflanzen sind Zeitabschnitte im Pflanzenleben, in denen die Vegetationsprozesse gleichsam schlummern. Einer solchen längeren oder kürzeren Ruhezeit sind entweder ganze Pflanzen unterworfen, wie z. B. die Freilandgewächse der kalten und der gemäßigten Klimate, oder es zeigen sie einzelne Pflanzenteile, wie die unterirdischen Kaulome der Stauden, verschiedene Samen usw.

Schon lange weiß man, daß die Vegetationsruhe während ihrer Dauer verschiedene Grade der Tiefe besitzt. Johannsen unterscheidet drei Phasen: Vor-, Mittel- und Nachruhe. „Die ganze Periode ist der Ausdruck einer Schwingung: abnehmende Austreibfähigkeit — gänzliche Ruhe — zunehmende Austreibfähigkeit.“ So sind z. B. die Winterknospen des Flieders von ihrer ersten Anlage ab bis etwa in den Hochsommer gewissermaßen in Vorruhe, dann bis etwa Ende Oktober in Mittelruhe, nach welcher Zeit die Nachruhe allmählich eintritt, bis sämtliche Knospen anfangs Januar ganz aus der Ruhe getreten sind und nur noch durch die kalte Jahreszeit in „gezwungener Unwirksamkeit“ gehalten werden.

Diese durch die Einwirkung äußerer Verhältnisse hervorgerufene Ruheperiode wurde durch Erblichkeit mehr oder minder befestigt; sie kann deshalb durch Änderung der äußeren Bedingungen in der Regel nicht sofort und nicht ganz aufgehoben werden. Wohl aber gelingt es, die Ruheperiode zu verkürzen. Beim „Treiben“ werden durch höhere Wärme und Luftfeuchtigkeit die in der vorangegangenen Vegetationsperiode angelegten Knospen vor der Beendigung der natür-

lichen Ruhezeit zum Austrieb gebracht; da aber die Zähigkeit, mit welcher die Pflanzen an der im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erworbenen Ruheperiode festhalten, bei verschiedenen Arten sehr verschiedene Grade hat, so ist eben die Möglichkeit des Früh-treibens eine sehr ungleiche. Sehr geeignet zum Früh-treiben sind z. B. Arten der Gattungen *Deutzia* (*D. gracilis*, *crenata*), *Forsythia*, *Ligustrum*, *Lonicera*, *Prunus*, *Spiraea*, *Syringa*, *Viburnum*; minder oder nicht geeignet solche von *Acer*, *Carya*, *Evonymus*, *Fraxinus*, *Fagus* u. a. Andererseits läßt sich wieder jener Zustand, den Johannsen „gezwungene Unwirksamkeit“, Molisch „unfreiwillige Ruhe“ nennt, durch „Zurückhalten“ von Pflanzen in Kühlräumen monatelang verlängern, wie dies für handelsgärtnerische Zwecke (z. B. für Flieder, Rosen, Maiblumen usw.) tatsächlich geschieht.

Im Laufe der letzten 10 Jahre wurden in die Pflanzentreiberei neue Methoden eingeführt, deren Vorzüge gegenüber dem alten Treibverfahren sowohl in der Praxis als durch wissenschaftliche Untersuchungen erwiesen sind. Diese modernen technischen Hilfsmittel der Früh-treiberei werden im nachstehenden mitgeteilt.

Ätherisierung, Chloroformierung.

Im Jahre 1900 hat W. Johannsen¹⁾, Professor der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen ein Verfahren veröffentlicht, durch das es gelingt, insbesondere Sträucher um mehrere Wochen früher zum Austreiben zu bringen, als es unter sonst gleichen Bedingungen der Kultur nach den gewöhnlichen Treibmethoden möglich ist. Das Verfahren besteht im wesentlichen darin, daß Pflanzen (oder Teile derselben) während der Ruheperiode unter gewissen Bedingungen der Einwirkung von Ätherdampf ausgesetzt werden. Die Ätherisierungsmethode Johannsen's wurde dann besonders in der gärtnerischen Versuchsstation am Kgl. Botanischen Garten in Dresden durch M. Löbner und H. Kleine ausgestaltet²⁾ und wird in gärtnerischen Betrieben hauptsächlich zur Fliedertreiberei mit gutem Erfolg angewendet.

Für Versuche im kleinen, mit Zwiebeln, Maiblumenrhizomen, abgeschnittenen Zweigen usw. kann man als Ätherisierungsraum luftdicht verschließbare Glas- oder Metallgefäße benützen. Ich

¹⁾ Das Ätherverfahren beim Früh-treiben mit besonderer Berücksichtigung der Fliedertreiberei. Jena (G. Fischer) 1900. II. Aufl. 1906.

²⁾ Abgedruckt in den Jahresberichten der Kgl. Sächsischen Gartenbaugesellsch. „Flora“ in Dresden 1901—1910.

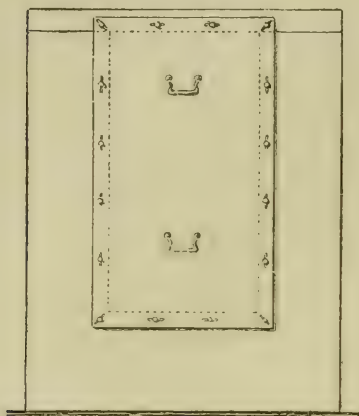
selbst¹⁾ verwendete zu einer Reihe von Treibversuchen Glaszylinder von 28 cdm Rauminhalt. Zur Deckung diente eine am Rande abgeschliffene und hier mit Talg bestrichene Scheibe aus dickem Glase, die fest angepreßt wurde; außerdem wurde über den Glasdeckel ein Wachstuch in doppelter Lage gebunden und auf dieses ein Gewicht als „Beschwerer“ aufgelegt.

Zu Ätherisierungszwecken im großen, wie in handeldgärtnerischen Betrieben, empfehlen sich entsprechend große Holzkästen. Diese müssen wegen der Flüchtigkeit des Äthers auf das sorgfältigste zusammengefügt sein. Die Innenwände werden mit Blech oder mit Stanniol, in Tischlerleim gelegt, ausgekleidet. Für größere Kästen empfiehlt Johanness eine Glasierung mit Chromatleim (je 1 kg trockener Leim mit etwa 200 g zweifachchromsaurem Kali in heißer Leimlösung gelöst). Bei dem in der Wiener Biologischen Versuchsanstalt befindlichen Ätherkasten wurde ein Wasserglasanstrich verwendet. In einer Seitenwand des Kastens ist eine Holzplatte als lose Tür herausgeschnitten (Fig. 1). Dieselbe ruht in einem mit einer Dichtung ausgeschlagenem Falz und wird nach dem Einstellen der Pflanzen mittels Flügelschrauben möglichst luftdicht angepreßt. Bei dem Kasten in der Biologischen Versuchsstation ist die Tür gleichzeitig Fenster, um Versuche mit belichteten Pflanzen ausführen zu können. J. Aymard in Montpellier hat für an der Oberseite zu schließende Ätherisierungskästen einen Sandverschluß mit Vorteil angewendet (Fig. 3). Johanness empfiehlt einen derartigen Verschluß besonders für Laboratoriumszwecke bei Anwendung von Blechbehältern.

In der Mitte der oberen Kastenwand (Fig. 2) befindet sich ein Loch, unter dem im Innern des Kastens das zur Aufnahme des Äthers bestimmte Gefäß hängt, in das man zur Beschleunigung der Ätherverdunstung ein Stück Baumwolle oder einen Schwamm legt. Das Äthergefäß muß möglichst hoch angebracht sein, da der Ätherdampf spezifisch schwerer ist als Luft und daher nach abwärts sinkt. Sind die Pflanzen im Kasten untergebracht und dieser dicht verschlossen, wird die entsprechende Äthermenge mittels eines Trichters in das Gefäß eingegossen und dann das Loch durch einen guten Kork fest verschlossen. Ein etwaiger undichter Verschluß des Kastens macht sich bald durch den charakteristischen Äthergeruch bemerkbar. Werden Topfpflanzen ätherisiert, so sollen nach Angabe von Johanness die dicht nebeneinander aufgestellten Töpfe ganz oder wenigstens bis zur halben Höhe mit vollständig trockenem Sande bedeckt werden (Fig. 2). Auch beim Ätherisieren von Pflanzen aus freiem Grunde hat Johanness empfohlen, die Wurzelballen mit trockenem Sand zu be-

¹⁾ Über die Wirkung anästhesierender Substanzen auf einige Lebenserscheinungen der Pflanzen. Verh. der Zool.-Botan. Gesellsch. Wien, Bd. 56. 1906.

decken. Dänische Gärtner machten indes die Erfahrung, daß beim Flieder ohne Sandumhüllung keine Schädigung der Wurzeln eintritt. Immerhin wird aber eine 2—3 cm hohe Schichte ausgetrockneten Sandes am Boden des Ätherkastens zum Dichthalten desselben beitragen. Man kann die Pflanzen sehr wohl mit zusammengebundenen Zweigen in den Kasten einstellen, teils um Raum zu ersparen, teils um beim Herausnehmen der Pflanzen deren Knospen vor Verletzung zu schützen.



Ätherisierungskasten nach Johannsen.

Fig. 1. Vorderansicht; vorne Tür mit zwei Handgriffen.

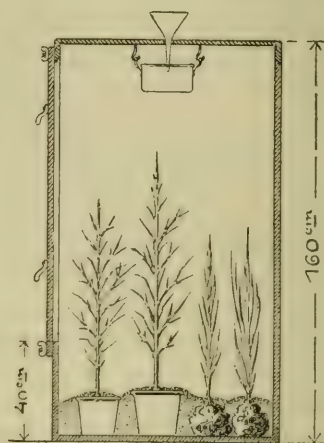


Fig. 2. Vertikaler Durchschnitt; Töpfe und Wurzelballen mit Sand bedeckt.

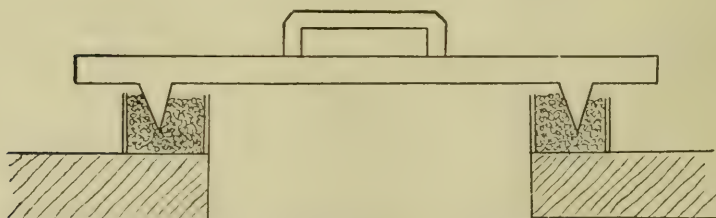


Fig. 3. Sandverschluß nach Aymard.

Für Großbetriebe würde es sich empfehlen, einen gemauerten, innen und außen mit Zement (Beton) verkleideten Raum zu bauen mit einem einzigen schmalen Eingang, der leicht (z. B. mit Gips) hermetisch abgeschlossen werden kann. Wegen der Explosionsfähigkeit des Ätherdampfes sollen alle Manipulationen mit Äther, auch die Öffnung des Kastens nach der Ätherisierung, nur bei Tageslicht (sonst eventuell mit Benutzung der für solche Zwecke vor-

züglich brauchbaren Bakterienlampe von Molisch)¹⁾ vorgenommen werden.

Die zur erfolgreichen Ätherisierung erforderliche Äthermenge hängt vornehmlich von drei zusammenwirkenden Faktoren ab: Von der Art (resp. Sorte) der Pflanze, von der Phase der Ruhepause (Zeit der Ätherisierung) und von der Temperatur im Ätherisierungsraum. Mit dem allmählichen Ausklingen der Ruheperiode tritt eine erhöhte Empfindlichkeit der Pflanzen für Äther ein, selbst wenn diese äußerlich keinen Unterschied erkennen lassen.

An der gärtnerischen Versuchsanstalt des Dresdener Botanischen Gartens wurden Ätherisierungsversuche mit 40 und mit 60 g Äther pro hl Luftraum gemacht.²⁾ Es zeigte sich, daß bis anfangs November für den Flieder Charles X und für *Prunus sinensis* das größere Ätherquantum günstiger wirkte. Ein am 30. Oktober zum Treiben gebrachter „Charles X“ erblühte bei 40 g Äther in 45 Tagen, bei 60 g Äther nach 25 Tagen. Im November sind 40 g hinreichend und von Dezember an beginnt auch diese Dosis schon schädlich zu werden, wenn die Treibfähigkeit ohne Äther erreicht ist. Für die Fliedersorte Marie Legraye wirken besser geringere Äthermengen als für Charles X.

Die Äthermenge wird nach dem Luftraum des Behälters berechnet. Bei genügend großem Luftraum kann man von der Pflanzenmasse absehen; die Ätherdosis wird einfach nach dem inneren Raume des Kastens berechnet und kann entweder nach Gewicht oder nach Volum genommen werden: 1 g Äther = 1,4 ccm; 1 ccm flüssigen Äthers = 0,72 g. Für die Praxis ist es am einfachsten, den Äther abzuwägen; die Dosen variieren zwischen 30—45 g flüssigen Äthers pro Hektoliter Luftraum.

Nach den Erfahrungen von Johannsen, Aymard und dem Dresdener Botanischen Garten können etwa folgende Äthermengen als Normaldosen pro Hektoliter Luftraum gelten: für die Fliedersorten „Charles X“, „Marly rouge“, „Andenken an Späth“ 40 g; „Marie Legray“ 35 g; für *Azalea mollis*, *Staphylea*, *Pirus* 38 g; *Amygdalus*-, *Prunus*-, *Persica*-Sorten 33 g; für *Viburnum opulus* 40 g, für Maiblumen, Zwiebeln 35—40 g, für Rosen 30—35 g.

K. Fischer in Freiburg i. Br. rät bei Flieder folgende Äthermengen³⁾: Im allerersten Stadium der Vorruhe genügen die Normaldosen von Johannsen. Je mehr sich aber die Vorruhe der Mittelruhe nähert, desto mehr müssen die Dosen verstärkt werden. Als stärkste Äthergaben in der Vorruhe können bei Fliedersorten aus

¹⁾ Leuchtende Pflanzen. Jena (G. Fischer) 1904, S. 124.

²⁾ „Flora“, I. c. 1904.

³⁾ Die Gartenwelt (Heßdörfer) 1908, S. 662.

leichtem Boden für „Marie Legraye“ 43 g, für „Charles X“ 55 g, für „L. Späth“ 58 g verwendet werden; bei Fliedern aus schwerem Boden bzw. 52, 62, 64 g.

In der Mittelruhe ist das Treiben selbst bei Anwendung der stärksten Äthermengen zwecklos. Der Autor meint, man könnte, da der Äthereinfluß in der Pflanze längere Zeit latent bleibt, Fliedersträucher in der Vorruhe ätherisieren und sie dann durch 3—4 Wochen kalt stellen, um über die Mittelruhe hinauszukommen.

Will man im Wasser stehende Zweige erfolgreich ätherisieren, so ist die bedeutende Äthereinsaugungsfähigkeit des Wassers zu berücksichtigen. Beim Gleichgewicht zwischen Äthergehalt der Luft und dem Einsaugungsgrade des Wassers für Äther enthält ersteres für ein bestimmtes Volum etwa 22mal soviel Äther gelöst, als in der Luft von gleichem Rauminhalt verdunstet ist. Hätte z. B. der Ätherisierungsraum 10 cdm (Liter) und würde das Gefäß, in welchem die Schnittenden der Zweige stehen, 1 l Wasser enthalten, so wäre folgende Dosierung nötig: Rechnet man 40 g Äther pro Hektoliter, somit 0,4 pro Liter Luftraum, so wären dem einen Liter Wasser $22 \times 0,4 = 8,8$ g Äther zuzusetzen (Wasser und Äther werden in einer besonderen Flasche bis zur Lösung geschüttelt); die restierenden 9 l Luftraum erfordern aber $9 \times 0,4 = 3,6$ g flüssigen Äthers, der im Ätherraum zur Verdunstung gebracht wird.

Bei meinen Versuchen (l. c.) habe ich deshalb das Einstellen der Zweige in Wasser vermieden. Die frisch abgeschnittenen Zweige wurden in kleine Bündel (jede Art für sich) gebunden, dann wurde das Schnittflächenende des Bündels mit feuchtem Moos umhüllt, dieses in Wachsleinwand eingeschlagen und verbunden. Die Zweigbündel kamen dann in die schon früher erwähnten Glaszylinder, in denen sie sich während der 48stündigen Ätherisierungsdauer ganz frisch erhielten. Man erspart auf diese Weise nicht nur an Äther, es wird auch vermieden, daß Ätherwasser durch die Schnittfläche in das Innere der Zweige eintritt.

Die Dauer der Ätherisierung richtet sich nach der Art und Beschaffenheit der Pflanze, der Phase der Ruheperiode, der Äthermenge und der Temperatur im Betäubungsraum. Johannsen sagt folgendes: „Gewöhnlich wird es am passendsten sein, den Ätherdampf 48 Stunden einwirken zu lassen. Am Ende der Ruheperiode werden oft 24—30 Stunden genügen, im Anfang der Nachruhe sowie in der Vorruhe (bei Flieder) kann 72 Stunden Wirkungszeit nützlich sein.“ Derselbe Autor gibt an, er habe bei robusteren Fliedersorten sehr gute Resultate mit zweimaliger Ätherisierung zu je 48 Stunden mit einer dazwischenliegenden 48stündigen Unterbrechung erzielt. Bei den Versuchen im Dresdener Garten zeigte hingegen eine solche Doppelätherisierung bei verschiedenen Pflanzen (anfangs November)

keine günstige Wirkung. Diese Ungleichheit des Ergebnisses ist leicht erklärlich, wenn man bedenkt, daß für den jeweiligen Erfolg des Ätherisierens außer der Ätherisierungsdauer noch eine Reihe anderer Faktoren von Einfluß sind.

Wie verschieden sich die Pflanzen verhalten können, lehrten die umfangreichen Beobachtungen von Walter Howard.¹⁾ Derselbe ätherisierte vom 8.—23. Dezember 1905 abgeschnittene Zweige von 70 Pflanzenarten (Dosis 40 g Äther pro Hektoliter Luftraum, Temperatur 18—20° C), worauf die Zweige nebst den nicht ätherisierten Kontrollexemplaren zum Treiben aufgestellt wurden. Notiert wurde die Zahl der Tage bis zum Anfang des Wachstums und jene bis zur vollen Entfaltung der Knospen. In den folgenden Beispielen, die den Howard'schen Tabellen entnommen sind, bezieht sich Kolumne a auf die Kontrollzweige, b auf die Ätherisierungsdauer von 48 Stunden, c auf eine Dauer von 48 + 48 Stunden (mit 48stündiger Unterbrechung). Die Zahlen in Klammern beziehen sich auf die Blütenknospen. Die Knospen waren entfaltet in Tagen:

	a	b	c
<i>Acer campestre</i>	25	0	0
<i>Acer Pseudoplatan.</i>	0	0	(18)
<i>Alnus glutinosa</i>	0	(10)	(6)
<i>Azalea pontica</i>	0	0	(21)
<i>Cornus alba</i>	15	11	7
<i>Cornus sanguinea</i>	23	7	7
<i>Diospyros virginiana</i>	14	22	0
<i>Platanus orientalis</i>	32	23	29
<i>Quercus pedunculata</i>	27	15	0
<i>Salix pentandra</i>	11	(12)	0
<i>Staphylea pinnata</i>	0	0	14
<i>Tamarix gallica</i>	0	19	0
<i>Tilia grandifolia</i>	28	0	0
<i>Ulmus effusa</i>	(12)	(19)	0

Wie man sieht, übte die Doppelätherisierung (48 + 48 Stunden) auf manche Arten einen günstigen, auf andere einen ungünstigen Einfluß aus.

Howard teilt auch einen Versuch mit, in dem Zweige von *Cornus mas* vom 9.—14. November bzw. 24, 48, 72, 96, 120, 144 Stunden ohne Unterbrechung ätherisiert wurden. Das Resultat war: „Keine einzige von allen ätherisierten Blütenknospen zeigte irgendeine Spur von Wachstum; umgekehrt war bei den nicht

¹⁾ Untersuchungen über die Winterruheperiode der Pflanzen. Inaug.-Diss. d. Universität Halle-Wittenberg. 1906.

ätherisierten Kontrollzweigen kein Blattwachstum eingetreten, da gegen waren die Blüten nach 24 Tagen entfaltet.“ Bei den 120 und 144 Stunden lang ätherisierten Pflanzen war nach Angabe von Howard das Wachstum der Blattknospen ein sehr schwaches. Offenbar hatte der tagelange Aufenthalt der Pflanzen im Ätherdampf diesen empfindlich geschadet.

Ein analoges Resultat lieferte ein im Dresdener Versuchsgarten mit Charles X gemachtes Experiment. Bei dieser Fliedersorte zeigte sich nach 96 stündiger Ätherisierung (40 g pro Hektoliter) ein starkes Überwiegen der Laubtriebe, während die Blütenknospen „sitzen blieben“. Nach einer 5 und 6 Tage dauernden Ätherwirkung waren die Sträucher krank oder nicht mehr lebend.

Für eine erfolgreiche Ätherisierung von Blütensträuchern wird man somit über eine Betäubungsdauer von 48 Stunden nicht viel hinausgehen dürfen.

Was die Temperatur betrifft, hat schon Johannsen gefunden, daß der Einfluß des Ätherdampfes bei verschiedenen Temperaturen ein sehr ungleicher ist und daß die Pflanze bei niedriger Temperatur größere Äthermengen verträgt, bzw. größere Äthermengen notwendig sind, als bei höherer Temperatur. Dies wurde auch im Dresdener Botanischen Garten bestätigt. Bei Charles X trat bei einer Ätherisierungstemperatur von 17° C der Blütenbeginn nach 21—29 Tagen ein, bei 4° C erst nach 28—29 Tagen. Will man bei einer niedrigeren Ätherisierungstemperatur gute Erfolge erzielen, so muß man entweder das Ätherquantum erhöhen, z. B. auf 50—60 g (statt 40 g) pro Hektoliter Luftraum, oder man muß die Ätherisierungsdauer verlängern. Bei Charles X trat bei 60 g pro Hektoliter und eintägiger Ätherisierung der Blütenbeginn nach 18 Tagen, bei 40 g pro Hektoliter und dreitägiger Ätherisierung nach 20 Tagen ein. Man kann also durch Erhöhung der Temperatur im Ätherkasten an Ätherisierungszeit ersparen, bzw. man muß, wenn der Ätherkasten nicht beliebig erwärmbar ist, die Einwirkungsdauer des Äthers verlängern. Die früher (S. 5) genannten Normaldosen gelten für Temperaturen von 17—19° C. Vorübergehend kann die Temperatur auf 20—21° C steigen, oder (bei Nacht) bis auf 13 bis 14° sinken.

Nach der Ätherisierung werden die Topfpflanzen gut begossen und bespritzt und zum Treiben gestellt. Bei den in der Dresdener Versuchsanstalt 1902—04 gemachten Erfahrungen des Gartenoberinspektors F. Leden hat sich das interessante Faktum ergeben, daß gute Ätherisierung eine Nachwirkung von mindestens einem Monat hat, mit anderen Worten, daß in der Nachruhe ätherisierte Sträucher mehrere Wochen hindurch den treibfähigen Zustand behalten.

Dies ist für die Praxis von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Es kann hiernach z. B. ein Handelsgärtner in Dresden seinen Kunden auf weite Entfernungen hin „ätherisierten Flieder“ zum Treiben fertig anbieten und liefern, was die Absatzfähigkeit der Ware ganz bedeutend vermehren kann.

Hier ein Beispiel. Die Fliedersorte „Charles X“ wurde am 19. Oktober 1903 mit 60 g Äther per Hektoliter Luftraum 48 Stunden ätherisiert und dann kalt gestellt. Von diesem Vorrat wurden in verschiedenen Zeiten Stöcke in den Treibraum eingestellt.

Es ergab sich:

Zum Treiben gestellt	Erste Blüte nach Tagen	Zensur (1—5)	Wärmesumme C ⁰ ¹⁾
sogleich	18	4	419
nach 3 Tagen	16	4	356
„ 10 „	16	4	368
„ 17 „	16	4	356
„ 24 „	15	2—3	335
„ 31 „	13	2	325
ohne Äther	30	3	639

Aus dieser Tabelle ergibt sich, daß die längere „Wartezeit“ sogar einen günstigen Einfluß auf das Treiben ausgeübt hatte. Es wäre der Mühe wert, auch andere zum Frühreiben geeignete Pflanzen nach dieser Richtung zu prüfen.

Bezüglich der Farbe bei Fliederblüten gehen alle gärtnerischen Erfahrungen in Bestätigung der Beobachtungen von Johannsen darauf hinaus, daß die ätherisierten Pflanzen schwächer gefärbte Blüten bilden, als die nicht ätherisierten bei gleicher Treibhaus-temperatur. „Ich denke mir — bemerkt Johannsen — dies liegt wohl darin, daß durch das Ätherisieren die ganze Entfaltung stark beschleunigt wird. Um also stärkere Färbung zu bekommen, muß man (z. B. bei Charles X) nach dem Hervorbrechen der Knospen die weitere Entfaltung bei niederer Temperatur, etwa bei 12—15° C, vor sich gehen lassen. Sehr schön gefärbte Blüten habe ich auch bei höherer Temperatur bei „Andenken an Louis Späth“ gehabt. Bei „Marly rouge“ wünscht man gerade weiße Blüten zu haben; hier stützt das Ätherisieren direkt die Realisierung des Gewünschten.“

Genaue Zeitangaben für das früheste Treiben der verschiedenen Straucharten lassen sich nicht feststellen, weil eben auf den Erfolg des Ätherisierens Sorte, Jahrgang und Vorkultur von großem Einflusse sind. Verschiedene Fliedersorten, wie Charles X und Marie

¹⁾ Summe der Tagestemperaturmittel im Treibraum bis zur ersten offenen Blüte.

Legraye kann man schon in der ersten Hälfte September zur Blüte bringen, wenn man sie anfangs August ätherisiert.

Denselben Pflanzenstock kann man 2 (vielleicht auch 3) Jahre nacheinander ätherisieren. Die Dresdener Versuchsstation (Flora 1901—02) teilt diesbezüglich mit: „Sämtliche alte Versuchspflanzen ließen sich einer nochmaligen Ätherisierung unterwerfen und gelangten teilweise zum reichlichen Blühen.“ Eine „Charles X“ wurde am 29. November 1900 ätherisiert, erblühte am 24. Dezember, belaubte sich im Sommer 1901 wieder, wurde, nachdem sie die Blätter abgeworfen, am 4. November 1901 zum zweiten Male ätherisiert und zeigte bereits am 27. November die erste offene Blüte.

Der Äther wirkt auf die Pflanze nur lokal anästhesierend. Schließt man bei einem Blütenstrauch einen oder einige Zweige von der Ätherisierung in geeigneter Weise so ab, daß die Ätherdämpfe hier nicht Zutreten können und stellt nach der Ätherisierung die Pflanze in den Treibraum, so zeigt sich die lokale Ätherwirkung an der ungleichen Knospenentwicklung. Je nachdem die Ätherisierung einen günstigen oder einen ungünstigen Einfluß ausgeübt hat, eilen (im ersten Falle) die ätherisierten oder (im zweiten Falle) die nicht ätherisierten Knospen in der Entwicklung voran.

Über den Einfluß des Äthers auf das Austreiben der Zwiebeln liegen Beobachtungen von Johannsen (l. c.) und von J. Aymard¹⁾ vor. Der erstgenannte Autor experimentierte mit Tulpenzwiebeln. Die Sorte „La Reine“ wurde Ende September in Töpfe gelegt, die dann in einen Keller gestellt wurden. Nachdem sich die Zwiebeln bewurzelt und die Sprosse etwa 20 mm Länge erreicht hatten, erfolgte vom 19.—22. Dezember die Ätherisierung, worauf die Versuchszwiebeln zugleich mit den nicht ätherisierten Vergleichszwiebeln ins Warmhaus kamen. Die Ätherdosen betrugen 22, 36 und 50 g pro Hektoliter Luftraum. Die günstige Wirkung einer passenden Äthermenge (hier 36 g) ist auch aus der nebenstehenden Abbildung (Fig. 4) zu erkennen.

Nach den Erfahrungen von Johannsen wäre für die Äther-treiberei von Tulpenzwiebeln folgendes zu beachten: Die Zwiebeln sind in Töpfe zu pflanzen und im frostfreien Grunde oder Keller zu belassen, bis sie angewurzelt sind und die Triebe 15—20 mm Länge erreicht haben. Die Dauer dieser „Vorbereitungszeit“ richtet sich danach, wann die Zwiebeln in die Erde gelegt werden. Es ist bekannt, daß je später dies im Herbst oder Winter geschieht, desto schneller die Bewurzelung und der Sproßaustrrieb erreicht ist. Als Dosierung wären bei September- und Oktoberzwiebeln 25—30 g Äther pro Hektoliter Luftraum zu verwenden.

¹⁾ Les anesthésiques et le forçage des plantes. Montpellier 1904.

Aymard (l. c.) verwendete bei Zwiebeln von Tulpen, Hyazinthen und Lilien 35–40 g Äther bei 72stündiger Ätherisierung. Er empfiehlt, die Zwiebeln vor der Ätherisierung von der Erde zu befreien. Vorzügliche Resultate erzielte Aymard mit Anwendung einer Mischung von 20 g Äther und 5 g Chloroform pro Hektoliter.

Chloroform übt im wesentlichen dieselbe anästhesierende Wirkung auf Pflanzen, wie der Äther; nur ist seine Wirkung viel kräftiger; die Chloroformgaben dürfen nur den 4.–5. Teil jener Gewichtsmengen des Äthers betragen. Nach den Erfahrungen von Johannsen, Aymard und jenen des Dresdener Botanischen

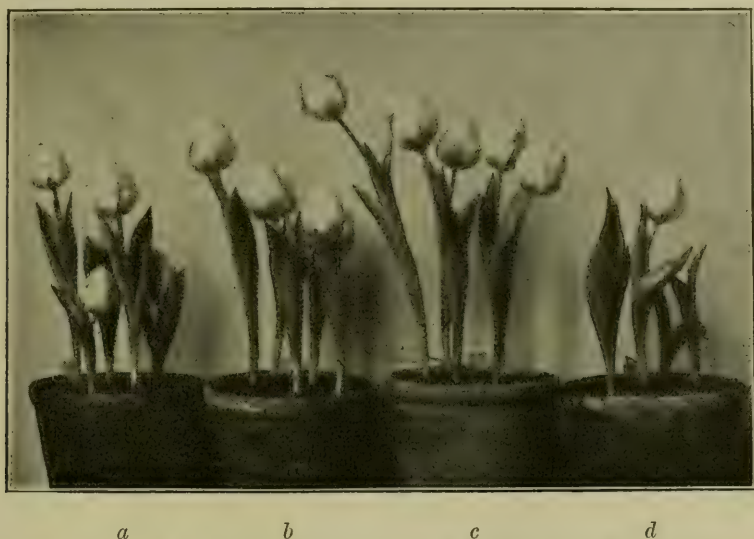


Fig. 4. Resultat eines Ätherisierungsversuches von Zwiebeln der Tulpensorte La Reine mit etwa 15 mm langen Trieben vom 19.–21. Dezember.

a nicht ätherisiert; Dosis für b 22 g, für c 36 g, für d 50 g. (Nach Johannsen.)

Gartens können für eine 48stündige Chloroformierung folgende Gewichtsmengen Chloroform als Normaldosen (pro Hektoliter Luftraum) gelten: Für robustere Flidersorten, wie Charles X, Andenken an Späth, für *Azalea*, *Staphylea*, *Viburnum* 9 g; für zartere Flieder, wie Marie Legraye, für *Amygdalus*, *Persica*, *Prunus* 8 g; für Rosen 6–7 g. für Maiblumen und Zwiebeln 8–9 g.

Die Dosierung kann nach Gewicht oder nach Volumen geschehen: 1 ccm flüssiges Chloroform = 1,5 g, 1 g Chloroform = 0,67 ccm. Johannsen rät für die Praxis, das Chloroform abzuwägen; will man volumetrisch (nach ccm) dosieren, ist die in Gramm geltende Zahl mit 0,67 zu multiplizieren. Für Charles X wären also 9 g oder $9 \times 0,67 = 6,03$ oder rund 6 ccm Chloroform zutreffend, während von

Pflanze	Züchter	Datum	Gramm pro Hektoliter Lufttraum	Dauer Stunden	Tempe- ratur (Celsius)	Erfolg der Befruchtung: K.-Bl. = Kontrollblüten
<i>Azalea mollis</i>	Lehmann	21. Febr.	20 Chlorof.	48		Dosis zu stark; K.-Bl. schöner
"	Dauvissat	23. Dez.	40 Äth.	76	25—27	Bl. nach 16, K.-Bl. nach 30 Tagen
"	Bot. G. Brüssel		45 "	48	18	Bl. nach 28, K.-Bl. nach 49 Tagen
<i>Convallaria</i>	Ledien	21. Nov.				40 Proz., K.-Bl. 2 Proz. guter Blüten
"	Fischer	20. Nov.	35 "	48	27—28	Um 3 Tage früher als K.-Bl.
<i>Springer Charles X</i>	Hanns	25. Nov.		48		Nach 20 Tagen sehr gutes Resultat
"	Ledien		40 "	40		Bl. nach 22, K.-Bl. nach 35 Tagen
"	Gartenbausch. Pest		40 "		20—25	Bl. nach 21 Tagen
"	Aymard		17 "	44		Bl. nach 16, K.-Bl. nach 22 Tagen
"	Dauvissat	9. Jan.	40 "	89	25	Nach 17 Tagen reiche Blüten
"	Weilbach	15. Nov.	50 "			Nach 24 Tagen vollständig erblüht
"	Leidien	Anfang Dez.	40 "			Nach 18 Tagen
<i>Legnuge</i>		21. Nov.	40 "			Bl. nach 18, K.-Bl. nach 33 Tagen
"	Fischer	20. Nov.	40 "	48		Bl. um 6 Tage früher als K.-Bl.
"	Gartenbausch. Pest		40 "	48	20—25	Bl. nach 21, K.-Bl. nach 36 Tagen
"	Loebot		20 "	24	20—25	Bl. nach 15, K.-Bl. nach 30 Tagen
<i>Marly</i>				50		Bl. nach 54 Tagen, K.-Bl. teilweise verkrüppelt
<i>Horlensis</i>	Graf d'Aurigné	Dezember	25 Chlorof.			Bl. nach 53 Tagen, " "
"	"	"	10 "	48	15—18	Bl. nach 17, K.-Bl. nach 28 Tagen
<i>Spinaea</i>	"	"	35 Äth.	40	22—26	Bl. nach 19 Tagen
<i>Wistaria</i>	Dauvissat	Januar	40 "	83		

Äther 40 g oder $40 \times 1,4 = 56$ cem nötig wären. Man kann also sagen, daß Chloroform dem Gewichte nach $4\frac{1}{2}$ mal, dem Volum nach $9\frac{1}{3}$ mal so stark wirkt, wie Äther. Deshalb ist bei der Chloroformdosierung besondere Vorsicht notwendig; denn ein kleines Plus im Abwägen oder Abmessen der Flüssigkeit kann schon ungünstig wirken.

Wie die Ätherisierung hat auch die Chloroformierung nur eine lokale anästhesierende Wirkung auf die Pflanze.

In der nebenstehenden Übersicht sind Resultate zusammengestellt, die verschiedene Kultivateure mit ätherisierten oder chloroformierten Pflanzen erhalten haben. Die Angaben sind teilweise einer Tabelle entnommen, die Charles Chevalier, Fachberichterstatte des österreichischen Ackerbauministeriums für Belgien, Holland und Dänemark dem Internationalen Gartenbaukongresse in Brüssel 1910 vorgelegt hat.

Warmbad.

In Möller's Gärtnerzeitung berichtet Philipp Paulig¹⁾, Handelsgärtner in Lübeck, daß er in Rußland durch die Firma Johann Daugull-Dorpat das „Warmwasserverfahren“ in seiner Anwendung auf das Treiben von Maiblumen kennen gelernt habe. Paulig selbst konnte Maiblumenkeime nach 12—16stündigem Baden in Wasser von 35° C um 4—5 Tage früher zum Blühen bringen, als ohne diese Behandlung; die gebadeten Rhizome brachten auch einen höheren Prozentsatz guter Blumen. Bald darauf beschäftigten sich Alb. Hoffmann²⁾, Obergärtner in Mannheim, Fr. Ledien³⁾, Kgl. Oberinspektor am Botanischen Garten in Dahlem und H. Kleine, Kgl. Hofgärtner in Dresden, mit dem Studium des Einflusses des Warmbades auf das Frühtreiben von Flieder und erhielten hierbei sehr gute Resultate.

Eingehende Untersuchungen über den Gegenstand verdanken wir H. Molisch⁴⁾, Professor an der Universität in Wien.

Derselbe lernte die Anwendung des neuen Treibverfahrens auf Fliedertreiberei im Winter 1906 bei seinem Bruder Ferdinand Molisch, Handelsgärtner in Brünn, kennen.

¹⁾ Möller's Deutsche Gärtnerzeitung 1905.

²⁾ Ebenda 1906.

³⁾ Ebenda 1907.

⁴⁾ Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben (Warmbadmethode). Sitzungsab. d. K. Akad. der Wissensch. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 117, 1908: ferner: Das Warmbad, als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Jena 1909 (G. Fischer).

Das Verfahren besteht im wesentlichen darin, daß man die zu treibenden Pflanzen durch mehrere Stunden in warmem Wasser von bestimmter Temperatur liegen läßt und hierauf im Treibraum aufstellt.

Die zahlreichen Versuche von Molisch lehrten zunächst, daß — wie vorausszusehen war — nicht alle Holzgewächse in gleicher Weise reagieren. Auf manche wirkt das Bad vorzüglich, auf andere mäßig, auf einzelne gar nicht oder erst gegen Ende der Ruheperiode, wie z. B. auf *Fagus sylvatica*. Neben der Pflanzenart haben auf den Erfolg insbesondere die Dauer und die Temperatur des Badewassers, sowie die Jahreszeit, resp. die Tiefe der Ruheperiode einen wirk-samen Einfluß.

Dauer des Bades. Die besten Dienste leisten nach Molisch Bäder von 9—12 Stunden. Länger zu baden empfiehlt sich deshalb nicht, weil die Pflanzen bei der verhältnismäßig hohen Badewärme ein großes Sauerstoffbedürfnis haben, dieses aber unter Wasser nicht gut befriedigen können. Die richtige Dauer muß eben für jede Pflanzenart und die Phase der Ruheperiode ausprobiert werden. Im Herbste und am Anfang des Winters muß man im allgemeinen länger baden, als Mitte des Winters oder bei ausklingender Ruhezeit. „Während z. B. bei *Forsythia* und *Corylus Acellana* im Herbst 9—12 Stunden das Beste leisten, genügen um Neujahr 6, später nur 5 Stunden und endlich kommt eine Zeit, wo das Bad sogar hemmend wirken kann.“

W. Wulf¹⁾, Obergärtner in Poppenbüttel, badete am 25. November 18 Topfpflanzen von „Marie Legraye“ bei 27—35° C. Eine Partie wurde nach 10 Stunden, der Rest nach 18 Stunden aus dem Bade genommen und zum Treiben aufgestellt. Ein Unterschied in der Entwicklung der verschieden lange gebadeten Pflanzen konnte nicht wahrgenommen werden.

A. Hofmann berichtet (l. c.), er habe am 13. November Flieder-topfpflanzen bei 26—31° C gebadet und gefunden, „daß die Zeit keine Rolle spielte“. Ob die Pflanzen 8 oder 20 Stunden in Wasser gelegen hatten, war gleich, in beiden Fällen entwickelten sie sich gleich-mäßig. Wenn bis anfangs November schon Nachtfröste bis 5° C ein-getreten sind, so genügte ein 3stündiges Wässern, im Dezember so-gar ein 1—2stündiges! bei 27—30° C. Die Pflanzen müssen dann bei 26—32° getrieben werden, bis die Blütensträube die nötige Länge erreicht haben.

Auch H. Grafelin²⁾, Obergärtner in Greifswald, der Mitte November Flieder durch 3, 6, 12 Stunden badete, fand, daß ein 3stündiges, 32—35° warmes Bad vollständig genügte, wenn der Flieder vorher schon stärkerem Froste ausgesetzt war.

¹⁾ Möller, Deutsche Gärtnerzeitung 1908, Nr. 52.

²⁾ Gartenwelt 1909, Nr. 5.

Temperatur des Bades. Nach Molisch erzielt man bei vielen Gewächsen bei 30—35° C die besten Resultate; aber auch hier darf man nicht verallgemeinern. Im Herbste wirkt bei *Corylus*, *Forsythia*, *Ribes Grossularia*, *Syringa* ein Bad von 30° stark reizend, bei *Cornus alba*, *Rhamnus Frangula* und *Betula alba* muß eine Temperatur von 35—40° angewendet werden. Nach Paulik (l. c.) hat sich für *Convallarien* eine Temperatur von 35° als die wirksamste erwiesen.

Bei den praktischen Versuchen, die in der Versuchsstation des Dresdener Botanischen Gartens unter Bouché's Leitung im Jahre 1906 mit Fliedersorten gemacht wurden, ergaben sich nach einem Berichte des Kgl. Hofgärtners H. Kleine¹⁾ als die besten Temperaturen des Wasserbades je nach der Jahreszeit (Celsius):

	Oktober	November	Dezember
In der 1. Woche	32—33°	37—38°	35°
„ „ 2. „	33—34°	36°	33—34°
„ „ 3. „	35°	36°	32—33°
„ „ 4. „	36°	35°	

Für Maiblumen haben sich bei 12—14stündiger Wässerung als zweckmäßig erwiesen:

Vom 6. November bis 15. November	41° C
„ 16. „ „ 24. „	37,5° C
„ 25. „ „ 4. Dezember	35° C
„ 5. Dezember „ 20. „	32,5° C

Kleine erwähnt einen besonderen Fall: Ein Kultivateur, Hugo Marks in Kötzschenbroda, hatte für ein Maiblumenbad durch ein Versehen Wasser von 46° C durch 3 Stunden angewendet; der Erfolg war angeblich tadellos, trotzdem eine so hohe Temperatur schon als lebenskritisch bezeichnet werden muß.

Immerhin erfordert die Warmbadmethode Vorsicht, da Pflanzen bei zu hoher Temperatur im Wasser leichter Schaden leiden als in der Luft; andererseits darf die Temperatur, will man befriedigende Erfolge erzielen, nicht zu niedrig sein.

Tiefe der Ruheperiode. Das Warmbad veranlaßt die Knospen gewisser Holzgewächse schon vor dem herbstlichen Laubfall zum Austreiben; bei *Forsythia* im September, bei *Syringa* sogar schon im Juli. Die Knospen der meisten Holzgewächse sind aber vor und auch unmittelbar nach dem normalen Herbstlaubfall durch das Warmbad (wohl auch durch andere Mittel) nicht zum Austreiben zu bringen; eine tiefe Ruheperiode haben z. B. *Fraxinus* und *Fagus*.

¹⁾ Sitzungsber. und Abh. der „Flora“. Dresden 1909.

Das Laubad wirkt sogar auf verschiedene Knospen eines und desselben Individuums in ungleicher Weise. Molisch führt als Beispiel *Corylus Avellana* an. Die männlichen Kätzchen dieses Strauches werden durch das Laubad schon Ende Oktober zum Wachsen und Stäuben gebracht, die weiblichen Blütenknospen um diese Zeit schwerlich, die Laubknospen gar nicht.

Wie der Einfluß des Äthers und Chloroforms, ist auch jener des Warmbades lokal; er erstreckt sich nach den Beobachtungen von Molisch nur auf die gebadeten Teile. „Ein Fliederbäumchen, dessen



Fig. 5. Getriebenes Fliederbäumchen; die rechte Hälfte wurde gebadet, die linke nicht. (Nach Molisch.)

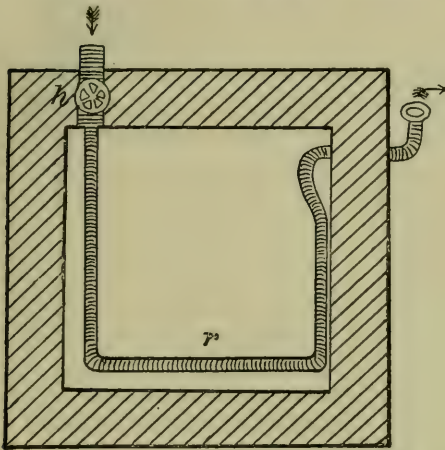
Krone nur zur Hälfte gebadet und dann getrieben wird, bietet einen eigentümlichen Anblick: Die gebadete Hälfte steht nach einiger Zeit in vollem Laub- und Blütenschmuck und bietet das Bild des Frühlings, die andere ist zu dieser Zeit oft noch ganz unverändert und zeigt uns das Bild des Winters“ (Fig. 5).

Über die praktische Durchführung des Warmbades lassen wir Prof. Molisch sprechen, der nach dieser Richtung mehrjährige Erfahrungen gesammelt hat.

In den meisten Handelsgärtnereien ist gegenwärtig Warmwasserheizung eingeführt; auch befinden sich gewöhnlich in den Warmhäusern kleine Bassins, die das Wasser zum Begießen enthalten. In die Bassins werden Abzweigungen der Heizrohre geführt (Fig. 6), um das Wasser erwärmen zu

können. Ist der Behälter mit Wasser gefüllt, so braucht man nur die in das Bassin führenden Rohrabzweigungen der Heizung zu öffnen, um das Wasser auf die gewünschte Temperatur zu bringen. Sobald dies erreicht ist, sperrt man das Heizrohr wieder ab. Sodann hängt man die zu treibenden Topfpflanzen, nachdem man sie ordentlich begossen hat, so in den Wasserbehälter hinein, daß die Krone ganz unter Wasser taucht und der Blumentopf mit dem Wurzelballen in die Luft ragt (Fig. 7). Hierbei wird der Blumentopf durch Holzlatten, die über das Bassin gelegt sind, gestützt. Um die Abkühlung des Wassers möglichst zu verhindern, empfiehlt es sich, das Bassin nach dem Eintauchen der Pflanzen mit Strohmatten zu bedecken. Innerhalb der gewöhnlichen Badezeit (9—12 Stunden) sinkt dann die Wassertemperatur nur um wenige Grade.

Bei mäßigem Bedarf an Pflanzen werden in der Regel die in den Warmhäusern vorhandenen Bassins ausreichen. Für einen Großbetrieb müssen größere Wasserbehälter, wenn notwendig, auch in größerer Zahl hergestellt werden. Steht kein heizbares Bassin zur Verfügung, kann man auch einen Holzbottich oder ein Holzfaß verwenden; man füllt den Behälter zum Teil mit kaltem Wasser und setzt dann so viel heißes Wasser zu, bis die Mischung die gewünschte Temperatur hat. Ein Faß verwendete z. B. Paulig vorteilhaft für die gleichzeitige Erwärmung einer großen Zahl von Maiblumenkeimen. Selbstverständlich wird man das Faß mit schlechten Wärmeleitern, Decken, Strohmatten u. dgl. zudecken resp. umhüllen. Da insbesondere zarte und saftige Wurzeln bei mehrstündigem Aufenthalte im



Warmbad nach Molisch.

Fig. 6. Bassin in der Draufsicht;
h Wasserhahn, r Heizrohr.

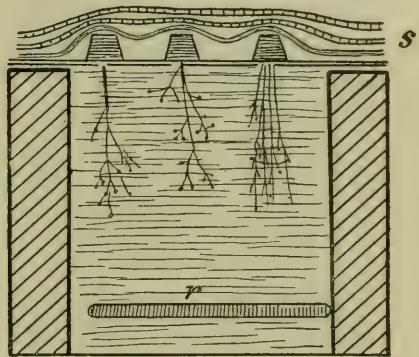


Fig. 7. Bassin im senkrechten Durchschnitte, gefüllt mit Wasser;
r Heizrohr, s Strohmatten.

warmen Wasser leicht Schaden leiden, mißfarbig werden und sogar absterben, soll man in der Regel nur die Kronen und nicht auch die Wurzeln baden (Fig. 7). Nur bei Pflanzen, deren Wurzeln resistent sind, z. B. bei *Convallaria majalis*, *Spiraea japonica* u. a., kann man im ganzen baden. Nach dem Bade werden die Pflanzen nach den in den Gärtnereien üblichen Regeln des Treibens behandelt.

Es ist nicht unbedingt notwendig, die Pflanzen gleich nach dem Bad in die Treiberei zu stellen, da, wie Molisch fand, der Einfluß des Bades gleichsam in versteckter Form mehrere Wochen lang erhalten bleibt. Wir haben also hier dieselbe Erscheinung des latenten Zustandes, wie nach der Ätherisation.

Neben anderen bietet das Warmbad auch darin einen großen Vorteil, daß die Pflanzen sich bei einer relativ niederen Temperatur

treiben lassen. Der Gärtner erspart viel Heizmaterial und darin liegt ein großer ökonomischer Vorteil des Warmwasserbadverfahrens.

Es seien noch einige spezielle Angaben für gärtnerisch wichtige Pflanzen mitgeteilt. Wo nicht andere Autoren genannt sind, beziehen sich die Angaben auf die Erfahrungen von Molisch.

Will man Flieder zu Weihnachten auf den Markt bringen, empfiehlt es sich, die Pflanzen bei etwa 35° durch 10—12 Stunden zu baden. Werden die Stöcke dann in der Treiberei kultiviert, so beträgt der Unterschied zwischen den gebadeten und nicht gebadeten Pflanzen meist 8—12 Tage. Es braucht kaum beigefügt zu werden, daß man auch zu einem früheren Zeitpunkt blühenden Flieder haben kann. Alb. Hoffmann (l. c.), der solche Stöcke nach dem Warmwasserverfahren behandelte, hatte schon am 1. Dezember (Charles X) resp. einige Tage früher (Marie Legraye) verkaufsfähige Pflanzen. Dieser Kultivateur enthülste bei mehreren Stöcken vor dem Einstellen in den Treibraum die obersten Knospen und bemerkt: „Das Enthülsen der Knospen ist nicht unbedingt nötig, jedoch habe ich gefunden, daß die Pflanzen mit enthülsten Knospen etwa 3 Tage früher blühten, als die dieser Behandlung nicht unterzogenen.“ — Hofgärtner Kleine erhielt tadellose Blüten nach 10stündigem Baden in Wasser von 38° bei „Charles X“ und bei 30° bei „Marie Legraye“.

Ebenso lassen sich im November *Prunus triloba* vorzüglich treiben. Am 18. November durch 12 Stunden bei 30—35° gebadete Stöcke blühten um 14 Tage früher als die nicht gebadeten.

Die im Freien frühblühende *Forsythia suspensa* wird in der Treiberei fast gar nicht verwendet. Molisch lenkt die Aufmerksamkeit der Praktiker auf diesen Strauch, der sich im November—Dezember ausgezeichnet treiben läßt.

Bei *Azalea mollis* und *Az. pontica* gibt das Warmbad sehr gute Erfolge. Mitte November durch 9—12 Stunden bei 35° (Wasser) gebadete Pflanzen kamen im Warmhaus bei 13—20° (Luft) anfangs Januar zur Blüte. Bei höherer Warmhaustemperatur wird es nicht schwer sein, blühende Stöcke schon zu Weihnacht zu haben.

Auf *Azalea indica* wirkte das Bad nur in unbedeutendem Grade. Aus diesem Grunde und wegen der großen Empfindlichkeit der Blätter gegen warmes Wasser (sie werden leicht braunfleckig und fallen später ab) kann Molisch die Anwendung des Warmbades auf diese Pflanze im allgemeinen nicht empfehlen.

Sehr gut bewährte sich das Warmbad auf das Austreiben der Kätzchen von *Salix Caprea* und anderer Weiden. Man kann im November, Dezember leicht blühende Weidenzweige haben, was sich vielleicht handelsingärtnerisch verwerten ließe.

Ausgezeichnet wirkt das Laubbad auf das Frühreiben von *Convallaria maialis*, was für die gärtnerische Praxis von außerordentlicher

Wichtigkeit ist. Mit „Keimen“, die Mitte November und anfangs Dezember einem Warmbad von 35° C durch 12 Stunden ausgesetzt und dann in der üblichen Weise getrieben wurden, gaben sehr befriedigende Resultate. „Die gebadeten Pflanzen trieben sehr gleichmäßig, brachten schönes Laub und vollkommen entwickelte Blütentrauben.“ Die direkt getriebenen Pflanzen benötigen längere Zeit zur Entwicklung, die Blütenanlagen bleiben oft „sitzen“ und auch die Blätter lassen manches zu wünschen übrig. Hofgärtner Kleine berichtet (l. c. „Flora“ 1909), daß Maiblumenkeime, die Mitte November durch 14 Stunden bei 38° C gebadet wurden, in 3 Wochen Pflanzen mit besonders schön entwickelten Blättern und Blüten entwickelt hatten.

Betreffs Zwiebeln und Knollen hat Molisch gefunden, daß das Warmbad auf das Austreiben ruhender Zwiebeln von *Allium cepa* ziemlich, auf das von *Narcissus poeticus* und *N. incomparabilis* wenig, auf die Knollen von *Sauromatum guttatum* und *Amorphophallus Rivieri* sehr deutlich wirkt. Es wäre wünschenswert, weitere Erfahrungen nach dieser Richtung zu sammeln, insbesondere seitens der praktischen Gärtner.

Karl Reiter, Obergärtner in Feuerbach, teilt folgende Erfahrungen mit ¹⁾:

Prunus triloba, *Malus Scheideckeri*, *Wistaria sinensis*, *Viburnum*, *Forsythia* kann man mit Hilfe des Wasserbades zu Weihnachten in schönen Exemplaren in Blüte haben. — Von Azaleen, die anfangs November in Wasser von 35° durch 8 Stunden belassen und dann bei 22—24° C getrieben wurden, erblühten *Azalea indica*, „Deutsche Perle“ und „Mme Petrik“ bereits nach 20 Tagen überaus gleichmäßig und ohne Knospen abzustoßen. — Auch bei manchen Rosen (Fr. Karl Druschki) hatte ein 10stündiges Wässern bei 35° C „einen äußerst günstigen und belebenden Einfluß auf die Triebentwicklung ausgeübt“.

Bei Maiblumen bewährte sich das Warmbadverfahren vorzüglich. Keime, die 14—16 Stunden lang bei 35° gewässert und dann bei 30° getrieben wurden, lieferten verkaufsfähige Pflanzen bei vorzüglicher Blatt- und Blütenentwicklung um 6—8 Tage früher als die nicht gewässerten Convallarienneime.

¹⁾ Die Gartenwelt 1909, Nr. 46.

Dampfbad.

In neuester Zeit hat E. P. Neubert¹⁾ in Erfurt ein Treibverfahren bekannt gemacht, das er als eine „ideale Errungenschaft“ bezeichnen möchte. Dieses „neue (dem Erfinder) durch Reichspatent geschützte Verfahren“ besteht in der Ausnützung eines temperierten Wasserdampfstromes mit regulierbarer Luftzufuhr, wobei der in bestimmten Graden entwickelte Wasserdampf je nach Erfordernis entsprechend lange die Pflanzen oder Keime fortwährend von oben nach unten bestreicht. Mit Hilfe eines eigenen Dampfapparates ist es dem Autor angeblich gelungen, die Anwendung des Verfahrens so einfach zu machen, daß es jedem in der Treiberei bewanderten Gärtner leicht möglich ist, dieses neue Hilfsmittel mit einem geeigneten ähnlichen Apparate zu seinem Vorteil anzuwenden. Neubert gibt an, daß man durch Anwendung von Wasserdampf 10—12 Tage früher zu bedeutend besseren Ergebnissen kommt als bisher, und meint, das Wasserdampfverfahren „wird einem dringend nötigen Bedürfnisse abhelfen“ und in der Treiberei bald allgemein beliebt werden.

Zu den Mitteilungen des Verfassers macht die Redaktion von Möller's Gärtnerzeitung folgende richtige Bemerkungen: „Die vorstehende Abhandlung kann nur als vorläufige Mitteilung betrachtet werden. Beweiskräftig sind die Versuche noch nicht, denn über die Art ihrer Anstellung, über die Behandlungsweise der Treibpflanzen, über die Einrichtung des Apparates ist zu wenig mitgeteilt. Vor allem aber hätten die Versuche nicht erst im Januar, sondern früher, im November oder Dezember angestellt werden müssen, um den Wert des Verfahrens für die Frühreiberei in der Praxis einleuchtend zu machen. Der Preis des „Dämpfers“, der, wie uns der Fabrikant auf unsere Anfrage mitteilt, noch nicht festgesetzt ist, könnte erst dann als weniger erheblich angesehen werden, wenn das neue Verfahren vor der bewährten, billigen Warmwasserbehandlung wesentliche Vorzüge aufwiese. Es bleibt abzuwarten, wie die Praxis diese Fragen beantworten wird.“

Gar so neu ist übrigens die patentierte Errungenschaft des Autors nicht, nachdem schon im Jahre 1908 Garteninspektor Löbner²⁾ einen Versuch mit Convallarien gemacht hat, um sich zu überzeugen, ob das Warmwasserbad durch ein ebenso warmes Dampfbad sich ersetzen lasse. Da Neubert keine Literaturangaben macht, so ist anzunehmen, daß ihm die folgende Stelle unbekannt geblieben ist. Löbner sagt²⁾: „Versuchsweise setzten wir auch

¹⁾ Möller's Deutsche Gärtnerzeitung 1910, Nr. 49.

²⁾ Die Gartenwelt 1908, S. 208.

Treibkeime Wasserdämpfen aus. Zu diesem Zwecke heizt man einen Waschkessel an, dessen Flamme durch nur geringe Zutat von Holzkohle gelinde unterhalten werden muß. Wir erreichten als Höhe des Wasserdampfes eine Wärme von 37°C , die bis 32° fiel, wie das aufgehängte Maximal- und Minimalthermometer anzeigte. Die Maiblumen wurden auf ein Drahtgeflecht, etwa in ein Erdsieb gelegt, durch das man die Dämpfe des Waschkessels hindurchziehen läßt. Das Resultat ist interessant. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Keimen, die 8, 14, bzw. 20 Stunden den Dämpfen ausgesetzt waren, ist nicht zu konstatieren; alle drei Sätze entwickelten sich aber um 2–3 Tage früher, als die in warmes Wasser eingelegten Keime. Da aber die Wasserdampfbehandlung für die Praxis viel zu umständlich und zu kostspielig ist, beansprucht der Versuch nur Interesse theoretischer Natur.“

Anschließend sei eine Beobachtung von Obergärtner Curt Reiter-Feuerbach angeführt.¹⁾ Derselbe berichtet: „Das gleich günstige Ergebnis (wie mit dem Warmbad) hatte ich jedoch auch an einer ungewässerten *Azalea* Mme Petrik, die ich an der Öffnung eines Warmwasserbeetes stehen hatte, wo sie beständig von heißem Wasserdampf umspült wurde. Ein Beweis, welchen günstigen Einfluß warmes Wasser und Wasserdampf auf die Treibfähigkeit der Pflanze ausüben.“

Prof. Molisch hat schon im Jahre 1907 der Frage, ob sich das Warmwasserbad durch ein gleich warmes Luftbad ersetzen lasse, Aufmerksamkeit geschenkt und gefunden²⁾, daß sich bei den diesbezüglich untersuchten Pflanzen das warme Wasserbad durch einen gleich langen Aufenthalt in dunstgesättigter Luft von derselben Temperatur in der Zeit vor dem herbstlichen Laubfall und im Herbst in der Regel nicht vertreten lasse. Sogar wenn das Dampfbad länger dauert als das Lauwasserbad, hat das erstere um diese Zeit gewöhnlich keine oder eine nur sehr schwach treibende Kraft. Nur bei *Syringa* wirkte ein mehrstündiger Aufenthalt in warmer dunstgesättigter Luft schon im Dezember begünstigend auf das Austreiben der Knospen ein; später, wenn die Ruhe nicht mehr so fest ist, auch bei anderen Gewächsen, z. B. *Acer*, *Rhamnus*, *Aesculus*, *Juglans*. Molisch kommt zu dem Schlusse, daß für den Praktiker, wenn er die zu treibenden Gewächse möglichst früh auf den Markt bringen will, das warme Luftbad (Dampfbad) nicht zu empfehlen sei.

¹⁾ Die Gartenwelt 1909, S. 542.

²⁾ Das Warmbad als Mittel zum Treiben usw. I. c. S. 34.

Frost.

Seit langem haben Gärtner die Erfahrung gemacht, daß Pflanzen sich leichter treiben lassen, wenn sie vorher einige Fröste überstanden haben. Daher setzen sie z. B. Syringen oder Convallen, bevor diese in die Treiberei kommen, gerne im Freien niederen Temperaturen aus. In den letzten Jahren wurden mehrfach vergleichende Proben gemacht, um den Einfluß niederer Temperaturen auf die Treibfähigkeit von Pflanzen kennen zu lernen.

In den Jahren 1907 und 1908 wurden in Aalsmeer — bekanntlich eines der bedeutendsten hortikolen Centren der Niederlande — solche Versuche in größerem Maßstabe durchgeführt, über die P. de Vries, Professor an der dortigen staatlichen Gartenbauschule, am Internationalen Gartenbaukongreß in Brüssel 1910 berichtet hat.¹⁾ Die betreffenden Pflanzen wurden durch eine Woche in einem Raum belassen, dessen Temperatur zwischen 3—5° C schwankte. Einige Stunden vor dem Herausnehmen der Pflanzen ließ man, um deren Auftauen zu begünstigen, die Temperatur steigen.

Die mit Syringen erhaltenen Resultate waren im allgemeinen sehr gut; die Blüten zeigten exzeptionelle Qualität und konnten bei einer etwas niedrigeren Wärme getrieben werden, als die der künstlichen Kälte nicht ausgesetzt gewesenen Kontrollpflanzen, die auch schlechte Treiberfolge gaben. Sehr befriedigend lautete die Zensur bei *Spiraea*, wogegen sich die der Kälte ausgesetzt gewesenen *Viburnum* (deren Holz offenbar nicht ausgereift war), nicht besser entwickelten, als die Kontroll Exemplare. Die gekühlten Convallarien (niederländische und deutsche Züchtungen) gaben brillante, die nicht gekühlten ziemlich schlechte Pflanzen.

Im Jahre 1908 wurden weitere Studien in Aalsmeer gemacht. Die Pflanzen waren in einem geschlossenen Raum einer Temperatur von 0,5—2° C ausgesetzt (wie lange?). Die erste Serie kam am 1. Juli ins Treibhaus. Die Syringen (Marie Legraye) blühten nach 3 Wochen; die Infloreszenzen waren groß, schön, reich, wie die jener Flieder, die im Winter unter gewöhnlichen Verhältnissen forciert werden. *Prunus triloba* kam nach 14 Tagen zur Blüte. *Malus Scheidekeri* und Convallarien blühten normal in 3 Wochen; von zwei *Azalea mollis* blühte eine sehr schön; *Iris florentina* begann am 24. Juli zu blühen. *Deutzia gracilis* entwickelte sich schwach; *Astilbe floribunda* dagegen kräftig und blütenreich, obwohl hierzu 7 Wochen (bei 18—22°) nötig waren. — Schlechte Resultate gaben vier andere Pflanzen, von denen nur je ein Exemplar zur Verfügung stand:

¹⁾ De l'influence du froid artificiel sur les plantes de forçage.

Pyrethrum hybridum und *Rhododendron* „Prince Camille de Rohan“ gingen bei der Abkühlung zugrunde, *Paeonia chinensis* entwickelte Blütentriebe, aber die Knospen vertrockneten; bei *Paeonia officinalis* trat Fäulnis ein.

Zur vergleichenden Prüfung der Frost- und Ätherwirkung wurden im Dresdener Botanischen Garten Oktober 1902 Topfpflanzen von Charles X durch 3 Tage bei 4° C unter Null gehalten, davon ein Teil ätherisiert und hierauf nebst den Kontrollpflanzen am 22. Oktober in das Treibhaus gestellt. Das Resultat war folgendes:

- a) 3 Tage Frost und 60 g Äther: in 16 Tagen erblüht (Zensur 1),
- b) Kein Frost und 60 g Äther: in 17 Tagen erblüht (Zensur 2),
- c) 3 Tage Frost und kein Äther: in 35 Tagen erblüht (Zensur 4).

Die Fliedersorte Marie Legraye gab 8 Tage später ein ganz analoges Resultat. Es konnten daher auf Grund dieser Ergebnisse der Frostwirkung ein die Treibbarkeit des Flieders begünstigender Einfluß nicht zugesprochen werden.

Wir reproduzieren hier noch eine Versuchsreihe von Howard (l.c.). Abgeschnittene Zweige von 32 Holzarten wurden in einer zu einem Eiskasten adaptierten Holzkiste der Frostwirkung ausgesetzt. Die durch eine Mischung von Eisstücken und Salz hergestellte Kälte schwankte zwischen 5—10°, zumeist zwischen 6—8° C unter Null. Vor der weiteren Behandlung ließ man die Zweige allmählich auftauen. Ein Teil wurde ätherisiert (40 g pro Hektoliter), worauf die Pflanzen zum Treiben kamen. Die Vorbereitungszeit dauerte vom 21. November bis 1. Dezember.

In der folgenden Tabelle bedeutet: a) die durchschnittlich erforderliche Zeit bis zum Anfang des Wachstums; b) bis zur vollen Entfaltung der Knospen; c) Zahl der wachsenden Pflanzen (in Prozenten); d) Zahl der Pflanzen, die Blüten entfalteten (in Prozenten).

	a	b	c	d
1. Kontrolle (ohne Frost und Äther)	18,0	21,7	65,7	60,0
2. Frost 7 Tage	14,4	22,6	54,2	51,4
3. „ 21 „	14,2	21,3	51,4	45,7
4. „ 7 „ dann 24 ^h Äther	15,6	24,3	65,7	57,1
5. „ 21 „ „ 48 ^h „	10,3	18,7	45,7	42,8

Die Übersicht zeigt folgende interessante Resultate: 1. Der 3wöchentliche Frost hatte fast denselben Effekt wie der 1wöchentliche. 2. Bei der Behandlung Nr. 5 erfolgte das Wachstum am schnellsten; gleichzeitig wuchsen aber auch die wenigsten Pflanzen, und zwar deshalb, weil durch die „starke Behandlung“ viele getötet wurden. 3. Durch Zugabe einer 24stündigen Ätherisierung zu 7tägiger Frostwirkung wurde (Vergleich von Nr. 2 und 4) das

Wachstum nicht beschleunigt, wohl aber trieben um 11 Proz. Pflanzen mehr aus, als nach der Frostwirkung allein.

Kartoffelknollen haben eine Ruheperiode; sie treiben deshalb nicht aus, wenn sie erntereif aus dem Boden genommen und gleich unter günstige Wachstumsbedingungen gebracht werden. Als nun H. Müller-Thurgau ¹⁾ Frühkartoffeln unmittelbar nach der Ernte (am 1. Juli) in einem Eiskeller bei einer Temperatur von etwa Null durch 24 Stunden beließ, so erfolgte hierauf bei günstiger Temperatur alsbald Auskeimung. Bei der erwähnten Abkühlung entsteht aus der Reservestärke noch reichlich Zucker, der für die Entwicklung der Knospen ausreicht. Auf diese Weise gelang es, schon anfangs November eine neue Kartoffelernte zu erzielen.

Müller-Thurgau glaubt daher, daß unsere Holzgewächse sich im wesentlichen ebenso verhalten wie die Kartoffeln; auch in den Bäumen und Sträuchern soll im Laufe des Herbstes und Winters während der Ruheperiode aus Stärke Zucker entstehen; wenn sich dieser gegen Ende der Ruheperiode bis zu einem gewissen Grade angehäuft hat, geht das Treiben glatt vor sich.

Trocknung.

Bekanntlich kann man auch durch langsamen Wasserentzug (partielles Austrocknen) die Ruheperiode der Pflanzen abkürzen. Ich führe nur die Resultate einer Versuchsreihe von Howard an. Zweige von *Aesculus Hippocastanum* wurden vom 25. November bis 3. Dezember in einem warmen Laboratoriumszimmer T. 16—20° C, R. F. 30—35 Proz.) langsam getrocknet und dann zum Treiben gestellt.

Trockenzeit in Tagen	Gew. Verl. in Prozent	Wachstum nach Tagen	Blätter entfaltet nach Tagen
0	0	20	31
1	3,3	18	26
2	3,0	16	27
3	3,3	15	27
4	6,6	13	18
5	8,7	12	17
6	10,5	10	16
7	11,0	26	31
8	10,5	21	28

Bis zum 6. Trockentage begann das Wachstum um so schneller, je trockener die Zweige waren.

¹⁾ Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. Landw. Jahrbücher 1885, p. 883.

Nachkultur von Zwiebeln.

Die holländischen Hyazinthenzwiebeln reifen in den seltensten Fällen so weit aus, um für die Weihnachtszeit schon im Dezember mit Erfolg getrieben werden zu können. In den letzten Jahren wurde versucht, die Treibfähigkeit der holländischen Hyazinthen dadurch zu erhöhen, daß die Zwiebeln 1 Jahr in Südfrankreich nachkultiviert werden. Es hat sich gezeigt, daß solche Zwiebeln sich dann vorzüglich, fast ganz ohne Ausfall treiben lassen. Dazu teilt Obergärtner Kurt Reiter¹⁾ in Feuerbach folgendes mit: „Da dieses Verfahren noch neu ist, so ist natürlich die Auswahl der Sorten etwas eingeschränkt, doch scheinen nicht alle Sorten gleichmäßig günstig durch die Nachkultur in Südfrankreich beeinflusst zu werden. So befriedigen z. B. Grand Maître (hellblau) und Moreno (rosa) nicht so, wie L'Innocence (weiß) und Gertrude (rosa), die beide vorzüglich treiben. Im Jahre 1908 wurden in Südfrankreich auch nachkultivierte Zwiebeln von Narzissen erstmalig angeboten. Am 22. November zum Treiben eingestellt, erblühten die ersten Blumen am 18. Dezember. Es ist wichtig, diese französischen Zwiebeln nach Empfang sofort einzupflanzen, ihnen dann gleich im Kalthause unter der Stellage einen Platz anzuweisen und sie dort mit Erde einzudecken.“

Neuerdings werden holländische Blumenzwiebeln auch in Südafrika (Transvaal) nachkultiviert, die dann zur Frühtreiberei vorzüglich geeignet sind. Wenn bei Hyazinthen die Blütenglocken auch etwas kleiner werden, so rührt dies daher, daß die Vegetationszeit für diese Zwiebeln im Klima Südafrikas auf 4—5 Monate beschränkt ist, während sie in Holland 7—8 Monate beträgt. Nach den Erfahrungen von J. Vreugdenhill²⁾-Haarlem lassen sich die in Südafrika nachkultivierten Hyazinthenzwiebeln in Europa schon von Oktober ab zum Treiben bringen und zwar mit Ersparung von Heizmaterial bei verhältnismäßig niedriger Temperatur.

Wir haben im vorhergehenden die neuesten Methoden der Frühtreiberei, von denen insbesondere das Warmbad- und Ätherverfahren vollste Beachtung verdienen, mitgeteilt. Diese technischen Hilfsmittel der Treiberei bieten den alten Methoden gegenüber mehrfache Vorteile: Die Pflanzen können zu einer früheren Zeit angetrieben und in den „fertigen“ (verkaufsfähigen) Zustand gebracht werden. Die Blatt- und Blütenentwicklung ist gleichmäßiger, schöner, sicherer;

¹⁾ Treibereihilfsmittel der Neuzeit. Gartenwelt 1909, Nr. 46.

²⁾ Gartenwelt 1908, S. 296.

Flieder mit armseliger Blütenbildung, sitzengebliebene Maiblumen, die beim alten Treibverfahren in so hohen Prozentsätzen vorkommen und dem produzierenden Gärtner viel Ärger und Schaden bringen, sind bei richtiger Anwendung des Äther- oder Warmbadverfahrens auf ein Minimum reduziert. Da sich ferner die ätherisierten oder gebadeten Pflanzen rascher und bei relativ niedrigerer Temperatur treiben lassen, erspart der Gärtner viel Heizmaterial und auch darin liegt ein großer ökonomischer Vorteil dieser Treibmittel. Die Frage, ob das Ätherisieren oder das Baden (Wässern) für die Praxis mehr zu empfehlen sei, würden wir dahin beantworten, daß nach unserem Dafürhalten aus mehreren Gründen das letztere unter den Gärtnern mehr Anhänger finden wird, als das erstere; speziell für das Früh-treiben von Maiblumen würden wir nur das Warmbadverfahren empfehlen, das sich hier ausgezeichnet bewährt hat.

Es ist gewiß eine merkwürdige Erscheinung, daß man die Ruheperiode ebenso abkürzen kann durch kräftige Abkühlung, wie durch Erwärmung; daß man sie abkürzen kann einerseits durch ein Warmbad, in welchem die Pflanzen sich nicht nur erwärmen, sondern auch — allerdings geringe Mengen — Wasser aufnehmen und andererseits durch Aufenthalt in warmer, trockener Luft, in der ihnen Wasser entzogen wird; endlich durch anästhesierende Gase, wie Äther oder Chloroform. In welcher Weise diese verschiedenen Behandlungen auf die plastischen Stoffe in den Pflanzen wirken, um die Ruheperiode abzukürzen, mit anderen Worten, welche physiologischen Vorgänge im Organismus vor sich gehen, um die Knospen zur früheren Entfaltung zu bringen, warum dies leichter in der Vorruhe als in der Mittelruhe möglich ist, und anderes mehr, darüber ist gegenwärtig noch wenig bekannt.

La notion d'espèce et la disjonction des hybrides, d'après Charles Naudin (1852—1875)

par

L. Blaringhem, Paris.

L'importance croissante accordée à l'étude des variations présentées par les êtres vivants a provoqué, dans des directions diverses, des séries de recherches qui, depuis dix ans, modifient complètement les points de vue, relatifs à l'Évolution, qu'a suggérés la publication de l'*Origin of species* en 1858.

Darwin a intitulé son ouvrage *De l'origine des espèces par sélection naturelle* ou *Des lois de transformation des êtres organisés*; après des discussions et des épreuves qui ont duré cinquante années, la sélection naturelle ne paraît pas fournir la solution du problème de la Descendance; elle explique seulement les adaptations et la distribution géographique des êtres vivants dont elle met en relief la plasticité [voir Note 1 page 93]. Aux variations lentes progressives, cumulatives, dont on devine l'existence sans qu'on ait pu en établir expérimentalement les effets. Hugo de Vries a récemment opposé les variations brusques héréditaires, auxquelles il a donné le nom de mutations après en avoir décrit des exemples bien étudiés; il a fait disparaître la plupart des difficultés, des doutes et des indécisions soulevés par de nombreux cas d'évolution étudiés avec soin; il a contribué ainsi plus que tout autre à la redécouverte des lois de Mendel dont le principal intérêt actuel est de fournir une technique rigoureuse et simple, bien adaptée à l'étude des problèmes de l'hérédité.

En 1900, Hugo de Vries, Correns et Tschermak ont montré presque simultanément l'importance des travaux botaniques d'un moine autrichien, Gregor Johann Mendel, qui exposa ses *Recherches sur les plantes hybrides* dans un mémoire d'une quarantaine de pages publié dans le *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Brünn*. Dès 1901, il paraissait de ce mémoire deux nouvelles éditions en langue allemande, l'une dans *Flora*, l'autre dans la collection *Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften*. La Société royale d'Horticulture de Londres en donnait la même année une traduction anglaise qui fut réimprimée récemment dans le magistral ouvrage de Bateson, *Mendel's Principles of Heredity*, Cambridge, 1909. M. Chappellier en a publié une traduction française en 1907 dans le *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique* sous la direction d'Alfred Giard. Les lois de Mendel ont pénétré dans l'enseignement des Facultés; les revues scientifiques et même les journaux d'actualités consacrent chaque année plusieurs de leurs articles à l'exposé des progrès du mendélisme; des Congrès internationaux, des publications spéciales font à la Science nouvellement née, la Génétique, une place très honorable parmi les subdivisions des Sciences naturelles.

Bateson a donné le nom de Génétique „à l'ensemble des recherches destinées à élucider les phénomènes de l'hérédité et de la variation“, à la physiologie de la descendance. A côté des génétistes les plus remarquables, comme Lamarck, Darwin et Mendel, de Galton et de Quetelet, il faut faire une large place au naturaliste français Charles Naudin. Ses *Recherches sur l'hybridité dans les végétaux*, qui lui ont valu le Grand prix des Sciences physiques de l'Académie des Sciences de Paris pour 1862, répondent si exactement à l'ensemble des problèmes soulevés par les Génétistes modernes, qu'il m'a paru nécessaire d'en indiquer les origines, les idées directrices, les résultats et les conséquences dans une Monographie aussi condensée que possible.

Il ne s'agit pas ici de poser la question de priorité [1]¹⁾ des résultats scientifiques auxquels ont abouti les efforts parallèles et indépendants de Darwin, de Mendel et de Naudin; les mérites de chacun de ces savants sont spéciaux; Darwin a fait accepter le principe de la Descendance des espèces; Mendel a énoncé et a utilisé merveilleusement le principe, vrai ou faux, de l'indépendance des caractères; à Naudin, j'espère le montrer, revient le mérite d'avoir établi la loi de disjonction des hybrides. Darwin a compris seulement après, ou pendant, la publication de l'*Origine des espèces*, l'importance capitale

¹⁾ Les chiffres entre [] renvoient au Notes de la fin du mémoire, p. 93.

de sa théorie; Mendel ne paraît pas, surtout dans sa Correspondance avec Naegeli, avoir deviné toute la portée des lois qu'il a énoncées; Naudin semble être le seul botaniste [2] qui ait eu, vers le milieu du dix-neuvième siècle, la conception exacte des problèmes à poser, des épreuves à faire et des déductions à tirer d'expériences ayant pour objet la recherche de l'origine et des limites de l'espèce. En fait, les problèmes étudiés par Naudin sont si analogues à ceux qui préoccupent actuellement la majeure partie des biologistes qu'il me paraît indispensable de faire mieux connaître quelques-uns des fragments de ses Mémoires et quelques-unes de ses Notes en les republiant dans leur intégrité.

Madame Charles Naudin m'a confié des notes inédites et des manuscrits de son mari; j'y ai fait un seul extrait en rapport immédiat avec le sujet de l'Origine des espèces traité dans le premier chapitre (p. 41); elle a bien voulu aussi m'engager à reproduire littéralement le texte des Notes et des Mémoires de Ch. Naudin; je lui adresse, en mon nom personnel et au nom de tous les Génétistes, l'expression de notre reconnaissance et de notre admiration pour l'aide qu'elle a donné sans compter au savant dont elle porte le nom.

MM. les Secrétaires perpétuels de l'Académie des Sciences de Paris nous ont autorisé à réimprimer quelques-unes des Notes publiées par Naudin dans les Comptes Rendus de l'Académie et M. Edmond Perrier, au nom des Professeurs du Muséum d'Histoire Naturelle, à extraire quelques chapitres des Nouvelles Archives du Muséum où parut le principal Mémoire de Naudin sur l'hybridité; nous leur adressons nos vifs remerciements.

Chapitre Premier.

Les Conceptions de Louis Vilmorin et de Ch. Naudin relatives à l'Espèce et à la Variété.

L'origine des recherches de Naudin sur l'hybridation doit être cherchée dans le programme des études que celui-ci s'était tracé concernant l'origine des espèces et des variétés. Dès 1852, il a indiqué dans un article de la Revue horticole, intitulé *Considérations philosophiques sur l'espèce et la variété*, la valeur qu'il attachait au mot espèce, ou „*unité dans la hiérarchie de la classification*“ et l'importance de ces *Considérations* lui parut si grande qu'il crût nécessaire d'en reproduire le passage principal dans les conclusions de son Mémoire sur l'Hybridité dans les

Végétaux imprimé en 1865 dans les Nouvelles Archives du Muséum. Si ce chapitre particulier ne figure pas dans le mémoire plus important mais non imprimé qu'il présenta en 1861 à l'Académie des Sciences de Paris, cela tient seulement à ce que la question posée aux Concurrents du Grand prix de Physiologie (p. 42) était limitée à l'hybridation. Dans notre exposé des travaux de Naudin relatifs à la disjonction des hybrides, il eut été possible de limiter le sujet de la même façon; mais les conceptions, audacieuses pour l'époque, de Naudin sur l'espèce et son évolution méritent d'être connues tant au point de vue de l'histoire des sources de la Génétique, que de l'appréciation exacte du but poursuivi par Naudin pendant plus de trente années.

Ce fut une communication de Louis Vilmorin [3] à la Société industrielle d'Angers (1851) sur un projet d'expérience ayant pour but de créer une race d'Ajonc sans épines se reproduisant de graines qui provoqua l'article de Naudin dans la Revue Horticole. La note de L. Vilmorin est bien connue des savants modernes; H. de Vries, Johannssen, C. Fruwirth, N. Hjalmar Nilsson, Costantin, J. P. Lotsy et d'autres y ont trouvé la première notion exacte de l'hérédité et de la mutation, bien qu'on puisse mettre en évidence dans les Cours de Geoffroy St. Hilaire, et surtout dans les notes et ouvrages d'Isidore Geoffroy, des conceptions analogues relatives à l'origine des variétés animales.

Il s'agissait de savoir si l'on pouvait fixer, d'une manière durable, une monstruosité passagère de l'*Ulex europæus*, presque dépourvue d'épines, à rameaux herbacés et succulents, pouvant fournir un excellent fourrage d'hiver. L. Vilmorin indiqua deux moyens pour aboutir à cette création; on pourrait chercher un procédé simple et rapide de multiplication par boutures des individus d'Ajoncs inermes dont M. Trochu lui signalait l'existence en Bretagne; le second „consisterait à obtenir, au moyen de semis réitérés, une race d'Ajonc inerme se reproduisant de semence. Ce résultat, si difficile et si éloigné qu'il puisse paraître d'abord, non seulement n'est pas inatteignable, mais j'ai la conviction, dit L. Vilmorin, que la persévérance seule suffirait pour l'atteindre Il existe probablement sur l'étendue de la Bretagne un nombre quelconque d'Ajoncs sans épines au milieu d'un nombre immense d'individus épineux. Or, il suffirait que l'un de ces individus imprimât à sa descendance directe par graine un cachet un peu plus prononcé et qu'une fraction quelconque de ses produits fussent inermes comme lui, pour qu'il fut ensuite possible d'arriver assez promptement, par une sélection bien entendue, à affranchir complètement la nouvelle race“.

Les deux forces, dont dépend l'équilibre ou la fixité de l'espèce, sont la loi de ressemblance des enfants aux pères ou

l'atavisme et la loi des différences individuelles qui d'ordinaire agissent dans le même sens; lorsqu'une déviation importante se produit, les variations nouvelles qui en résultent rayonnent, non plus autour du type de l'espèce, „mais autour d'un point placé sur la ligne qui sépare le type de la première déviation obtenue Abandonnées à la nature; les variations individuelles périssent presque toujours dans la masse surabondante d'individus qu'elle sacrifie sans cesse. De là, la fixité des espèces naturelles. Mais recueillies par l'homme, ces variations sont protégées; leur descendance se multiplie; l'homme arrive à affranchir ou à fixer les races modifiées.“

„Pour obtenir d'une plante non encore modifiée des variétés d'un ordre déterminé à l'avance, je m'attacherais d'abord, ajoute L. Vil-morin, à la faire varier dans une direction quelconque, en choisissant pour reproducteur la variété accidentelle qui différerait le plus du type. A la seconde génération, le même soin me ferait choisir une déviation, la plus grande possible d'abord, la plus différente ensuite de celle que j'aurais choisie en premier lieu . . . “ Il en résultera une tendance extrême à varier et une atténuation considérable de la force de l'atavisme, ce que L. Vilmorin appelle „affoler la plante“. Or, cette phase peut-être soumise à l'influence de l'homme et „l'hybridité peut jouer un rôle dans la création des variétés“.

Naudin répondit quelques mois plus tard (1852 a) à L. Vilmorin qu'il admettait complètement la puissance de l'atavisme pour maintenir ce que l'on appelle les espèces naturelles dans les limites qu'elles ne doivent pas franchir; cet atavisme est l'antagonisme de l'aptitude qu'ont les êtres organisés à subir des modifications selon la différence des milieux dans lesquels ils se trouvent placés; toutefois, il n'annihile pas cette propriété, il en arrête seulement les écarts.

„On nous contredira, ajoute Naudin, mais nous n'hésitons pas pour cela à déclarer que l'atavisme est l'une des deux grandes forces qui déterminent les caractères des espèces actuelles. Nous disons l'une des deux forces; car nous croyons qu'il en existe une seconde qui lui fait contre-poids, et qui, dans telle circonstance donnée, lui commande; c'est la finalité [1] puissance mystérieuse indéterminée; fatalité pour les uns; pour les autres, volonté providentielle dont l'action incessante sur les êtres vivants détermine, à toutes les époques de l'existence d'un monde, la forme, le volume, la durée de chacun d'eux, en raison de sa destinée dans l'ordre des choses dont il fait partie. C'est cette puissance qui harmonise chaque membre à l'ensemble en l'appropriant à la fonction qu'il doit remplir dans l'organisme général de la nature, fonction qui est pour lui sa raison d'être.

„A ce point de vue, l'espèce naturelle, telle que nous la voyons aujourd'hui, est la résultante des deux forces que nous venons

de nommer; elle est d'autant plus fixe, d'autant mieux caractérisée que, d'un côté, la ligne de son atavisme remonte plus haut dans le temps et que, de l'autre, sa fonction est plus spécialisée. La même définition s'applique à l'espèce artificielle, que nous l'appelions race ou variété; sa physionomie propre, ou, si l'on nous permet le mot, son degré de spécificité et sa stabilité seront en proportion de l'énergie avec laquelle ces deux forces agiront sur elle [4].

„Nous ne croyons pas que la nature ait procédé, pour former ses espèces, d'une autre manière que nous procédons nous-mêmes pour créer nos variétés; disons mieux: c'est son procédé même que nous avons transporté dans notre pratique. Nous voulons, d'une espèce animale ou végétale, tirer une variété qui réponde à tel de nos besoins, et nous choisissons parmi le grand nombre des individus de cette espèce, pour en faire le point de départ d'une nouvelle lignée, ceux qui nous paraissent s'écarter déjà du type spécifique dans le sens qui nous convient, et, par un triage rationnel et suivi des produits obtenus, nous arrivons, au bout d'un nombre indéterminé de générations, à créer des variétés ou espèces artificielles qui répondent plus ou moins bien au type idéal que nous nous étions formé et qui transmettent d'autant mieux à leurs descendants les caractères acquis, que nos efforts ont porté sur un plus grand nombre de générations. Telle est dans nos idées, la marche suivie par la nature; comme nous, elle a voulu former des races pour les approprier à ses besoins; et, avec un nombre relativement petit de types primordiaux, elle a fait naître successivement, et à des époques diverses, toutes les espèces animales et végétales qui peuplent le globe. Remarquons, toutefois, qu'indépendamment de sa puissance illimitée la nature a opéré dans des conditions bien autrement favorables que celles où nous nous trouvons aujourd'hui; elle a pris pour les subdiviser en types secondaires, les types primitifs, en quelque sorte à l'état naissant, alors que les formes conservaient toute leur plasticité et qu'elles n'étaient pas ou n'étaient que faiblement enchainées par la force de l'atavisme, tandis que nous avons, nous, à lutter contre cette même force invétérée, corroborée par le nombre prodigieux de générations qui se sont succédées depuis l'origine des espèces actuelles. La nature a opéré sur une immense échelle et avec d'immenses ressources; nous, au contraire, nous n'agissons qu'avec des moyens extrêmement limités; mais entre ses procédés et les nôtres, entre ses résultats et ceux que nous obtenons, la différence est toute de quantité; entre ses espèces et celles que nous créons, il n'y a que du plus ou du moins.

„Cette doctrine de la consanguinité des êtres organiques d'une même famille, d'une même classe, et peut-être d'un même règne, n'est pas nouvelle; des hommes de talent tant en France qu'à l'étranger [2], et parmi eux notre savant Lamarck, l'ont soutenue de toute

l'autorité de leur nom. Nous ne nions pas que, dans plus d'une circonstance, ils n'aient raisonné que sur des hypothèses qui n'étaient pas suffisamment étayées par l'observation, qu'ils n'aient quelquefois donné aux faits des interprétations forcées, enfin qu'ils ne se soient laissé entraîner à des exagérations qui ont surtout contribué à faire repousser leurs idées. Mais ces vices de détail ne diminuent en rien la grandeur et la parfaite rationalité de l'ensemble d'un système qui, seul, rend compte, par la communauté d'origine, du grand fait de la communauté d'organisation des êtres vivants d'un même règne, cette première base de nos classements des espèces en genres, familles, ordres et embranchements. Dans le système opposé aujourd'hui en vogue, dans ce système qui suppose autant de créations partielles et indépendantes que nous reconnaissons ou croyons reconnaître d'espèces distinctes, on est forcé, pour être logique, d'admettre que les ressemblances présentées par ces espèces ne sont qu'une coïncidence fortuite, c'est-à-dire un effet sans cause, conclusion que la raison ne saurait accepter. Dans le nôtre, au contraire, ces ressemblances sont à la fois la conséquence et la preuve d'une parenté, non plus métaphorique, mais réelle, qu'elles tiennent d'un ancêtre commun, dont elles sont sorties à des époques plus ou moins reculées et par une série d'intermédiaires plus ou moins nombreux; de telle sorte qu'on exprimerait les véritables rapports des espèces entre elles en disant que la somme de leurs analogies réciproques est l'expression de leur degré de parenté, comme la somme de leurs différences l'est à la distance où elles sont de la souche commune dont elles tirent leur origine.

„Envisagé à ce point de vue, le règne végétal se présenterait, non plus comme une série linéaire dont les termes iraient croissant ou décroissant en complexité d'organisation suivant qu'on l'examinerait en commençant par une extrémité ou par l'autre; ce ne serait pas davantage un enchevêtrement désordonné de lignes entrecroisées, pas même un plan géographique dont les régions, différentes de formes et d'étendue, se toucheraient par un plus ou moins grand nombre de points; ce serait un arbre dont les racines, mystérieusement cachées dans les profondeurs des temps cosmogoniques, auraient donné naissance à un nombre limité de tiges successivement divisées et subdivisées. Ces premières tiges représenteraient les types primordiaux du règne; leurs dernières ramifications seraient les espèces actuelles [5].

„Il résulterait de là qu'une classification parfaite et rigoureuse des êtres organisés d'un même règne, d'un même ordre, d'une même famille, ne serait autre chose que l'arbre généalogique même des espèces, indiquant l'ancienneté relative de chacune, son degré de spécificité et la lignée d'ancêtres dont elle est descendue. Par là seraient représentés, d'une manière en quelque sorte palpable et

matérielle, les différents degrés de parenté des espèces, comme aussi celle des groupes de divers degrés, en remontant jusqu'aux types primordiaux. Une pareille classification, résumée en un tableau graphique, serait saisie avec autant de facilité par l'esprit que par les yeux, et présenterait la plus belle application de ce principe admis par les naturalistes, que la nature est avare de causes et prodigue d'effets."

Comme exemple de cet adage qui a force de loi, Naudin cite la métamorphose de l'appendice ou processus latéral de l'axe qui fournit la forme de tous les organes appendiculaires des végétaux, depuis les cotylédons jusqu'aux carpelles; cet exemple avait déjà été l'objet d'une étude très détaillée de Naudin, résumée en 1842 et en 1844. Tous les organes appendiculaires sont, dans le principe, les prolongements latéraux d'un parenchyme central; ils ont tous primitivement la même composition et les grandes différences de structure et de forme qui les distingueront plus tard ne sont que le résultat d'évolutions spécialisées et adaptées à des fonctions différentes. Dans cette phrase condensée, Naudin constate l'analogie entre l'unité de composition du végétal, pressentie et démontrée par Goethe, Mirbel, Gaudichaud et l'unité de constitution et d'origine du règne végétal entier. „Les mêmes principes s'appliquent au règne animal, et l'anatomie comparée en est venue à nous démontrer non seulement la parfaite analogie de composition et d'origine d'organes en apparence très différents, mais à faire sortir d'une gangne, d'abord unique et homogène, puis diversement modifiée, tous les appareils du corps d'un animal . . .“

„A quelque système que nous nous arrêtons, ajoute Naudin [6], quelles que soient les idées que nous nous fassions sur la manière dont se sont produites les formes actuelles des êtres qui composent le monde organisé, toutes les fois que nous voulons mettre de l'ordre dans ce nombre immense d'êtres, nous sommes obligés de chercher un point de départ qui puisse servir de base à nos classifications. Ce point de départ, c'est l'espèce. Mais qu'est-ce que l'espèce? Qui nous donnera le mètre au moyen duquel nous la circonscrirons, pour en faire notre unité, notre terme de comparaison dans la hiérarchie de la classification? C'est là, il faut en convenir, qu'est le nœud des difficultés. Mille fois on a essayé de la définir, et toujours il s'est trouvé que la définition laissait place à l'arbitraire, et ne fixait aucune règle qui pût aider à la reconnaître. C'est qu'en effet il s'en faut que l'espèce soit nettement tranchée, et c'est pour avoir été trop exclusivement frappés de ce fait, qu'il est arrivé à certains savants de dire que la nature n'avait fait que des individus, et que l'espèce n'était autre chose qu'une création abstraite de notre esprit. Ceci, à notre avis est une exagération, en ce sens que s'il

existe des espèces ou des sous-espèces dont les caractères sont peu arrêtés, il en est un bon nombre aussi sur lesquelles les naturalistes sont toujours d'accord. Ce sont ces dernières qui jouissent, selon notre expression, d'un haut degré de spéciété; mais, ainsi que nous l'avons déjà dit, entre ce degré éminent et celui des espèces ou variétés les plus mal arrêtées, on trouve, en fait de spéciété, tous les degrés intermédiaires; c'est ce que l'on exprime dans le langage ordinaire des nomenclatures en disant qu'il y a de bonnes, de médiocres et de mauvaises espèces.

„Si nous avons à choisir entre les diverses définitions qu'on a données de l'espèce, celle que nous préférerions serait celle qu'a proposée M. Dugès, ce professeur de regrettable mémoire et l'une des gloires de l'École de médecine de Montpellier. Pour lui, l'espèce, au lieu d'être, comme pour Cuvier, la collection des individus se ressemblant autant entre eux qu'ils ressemblent aux parents dont ils ont reçu le jour, était un type idéal de formes, auquel chacun rapporte arbitrairement les individus qu'il croit, en vertu de leurs ressemblances mutuelles, pouvoir y rapporter. Par son élasticité, cette définition s'adapte aussi bien aux espèces nettement caractérisées qu'à celles qui le sont le moins; elle implique les divergences d'opinions qui divisent les nomenclateurs et ne préjuge rien sur l'origine des espèces elles-mêmes.“

Naudin est revenu à plusieurs reprises sur l'importante question de la valeur et des caractères des espèces naturelles; en 1856, après trois années d'essais, il publie ses *Recherches sur les caractères spécifiques et les variétés des espèces dans le genre Cucurbita*, première monographie suivie d'additions et de compléments importants publiés successivement en 1859, 1862, 1863, 1865. La confusion qui a régné concernant les limites de ces espèces provient, d'une part, de leur excessive variabilité, d'autre part, de la difficulté d'en réunir dans les jardins un assez grand nombre pour les comparer, et surtout de „l'idée fausse, mais généralement admise, que les espèces de ce genre, très enclines à se féconder réciproquement lorsqu'elles sont à proximité les unes des autres, ont par là même, donné naissance à un grand nombre de formes hybrides“. Naudin en les étudiant a voulu opposer de nouveaux arguments aux partisans d'une doctrine récente [7] qu'il croit dangereuse pour les progrès ultérieurs de la science, et qui consiste à professer l'invariabilité absolue de la forme dans une même espèce, doctrine dont la conséquence est d'élever à la dignité d'espèces toutes les variétés capables de se perpétuer par le semis: „Peut-être serai-je assez heureux pour donner la preuve que la transmission constante de certains caractères, même très frappants, n'est pas nécessairement le privilège exclusif de

ce qu'on entend par une espèce naturelle, et qu'il est des genres de plantes où, sous l'influence de la culture du moins, les vraies espèces peuvent osciller entre des limites fort étendues, et finalement se résoudre en types secondaires ou races, doués, comme le type primitif lui-même, du pouvoir de se conserver indéfiniment, tant que des causes étrangères ne viennent pas les altérer en leur imprimant des modifications nouvelles“.

Or, Naudin remarque que les trois espèces alimentaires de Courges, cultivées en Europe, *Cucurbita maxima*, *C. Pepo* et *C. moschata*, dont la patrie est inconnue, sont réellement distinctes, bien qu'elles soient presque identiques par le port, et qu'elles présentent des modifications héréditaires parallèles: variétés précoces ou tardives, à fruits énormes ou très petits, grimpantes ou naines; „la prodigieuse variabilité de la forme, du volume et de la couleur des fruits, qui, véritables protées, se montrent indifféremment allongés en massue, tantôt sphériques ou tout à fait déprimés, les uns à peau molle, les autres à coque dure et ligneuse etc. . . .“, est commune aux trois espèces. Il a voulu se rendre compte si l'hybridation a pu donner naissance à ce polymorphisme et pour cela il a fécondé des fleurs femelles, protégées dans des sachets de gaze contre l'intervention rapide et constante des insectes, avec du pollen pris sur des plantes d'espèces ou de races différentes.

Les croisements entre espèces ont été faits avec un nombre plus ou moins considérable de fleurs; les résultats sont résumés par le tableau suivant où on a indiqué le nombre des fruits qui ont noué sans donner de graines (pollination sans fécondation, voir Massart 1902).

Fleurs femelles	Pollen	Fleurs		
		Essayées	Nouées	Graines
<i>Cucurbita maxima</i>	<i>perennis</i> ; <i>Pepo</i> ; <i>melanosperma</i> ; <i>moschata</i>	8	1(?)	0
<i>C. Pepo</i>	<i>maxima</i> ; <i>perennis</i> ; <i>melanosperma</i> ; <i>moschata</i>	32	2	0
<i>C. moschata</i>	<i>Pepo</i> ; <i>maxima</i>	3	1(?)	0
<i>C. melanosperma</i>	<i>perennis</i> ; <i>Pepo</i> ; <i>maxima</i>	13	2	0
<i>C. perennis</i>	<i>maxima</i> ; <i>Pepo</i> ; <i>melanosperma</i>	13	1(?)	0

De ces essais publiés en 1856, Naudin conclut à la difficulté d'obtenir des hybrides, quoique, dans cette famille, les ovaires peuvent se développer en fruits sous l'influence d'un pollen étranger à leur espèce. Y a-t-il une dégénérescence des fruits hybrides, vides, provenant d'espèces souillées par un pollen étranger? Ceci ne serait pas impossible.

Au contraire les croisements entre diverses races de Potirons (*C. maxima*) ou de Citrouilles (*C. Pepo*) se font avec la plus grande facilité; ces variations, fixes si on les isole, donnent les produits les plus divers d'une année à l'autre si on ne prend point cette précaution. Toutes sont probablement nées de la culture, soit par le fait du hasard, soit par celui des procédés artificiels de fécondation; si les croisements expliquent la multiplicité des formes, ils ne sont pas toujours nécessaires et les premières variétés qui apparurent eurent une autre origine.

Les espèces véritables ne sont donc pas strictement délimitées; „elles varient assez, sous l'influence continue de certaines conditions de sols et de climats, soit naturelles soit artificielles, pour se subdiviser en formes secondaires qui ne diffèrent des espèces véritables qu'en ce qu'elles peuvent s'allier les unes aux autres par voie d'hybridité, sans que leur descendance perde la faculté de se perpétuer“.

Les mêmes résultats ont été obtenus par une nouvelle série (1859) de cultures et d'hybridations avec des espèces et des variétés du genre *Cucumis* (Courges, Melons). Ici aussi, les croisements fertiles ou inféconds à divers degrés peuvent servir à délimiter des espèces parmi les formes qui se ressemblent beaucoup plus entre elles par l'aspect extérieur, que les variétés d'une même espèce. L'analyse physiologique des espèces et des variétés, tel est le but des Recherches sur l'hybridité dans les végétaux dont les éléments sont déjà réunis la grande partie dès cette époque (voir les Notes I, II, III, IV publiées dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de 1856 à 1858).

Je donne ici le texte in extenso de la dernière note, parue en février 1858, qui met en lumière le problème de l'espèce tel que le pose Naudin:

(Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, t. 46, p. 340, 15 février 1858, Note IV.)

Physiologie végétale. — Quelques considérations sur l'espèce et la variété; modification proposée à la définition de l'espèce, en botanique; par M. Ch. Naudin.

(Commissaires: MM. Moquin-Tandon, Payer.)

„Ce n'est pas sans raison que quelques esprits clairvoyants signalent, comme un danger pour l'avenir de la botanique, la tendance d'un grand nombre de monographes à diviser sans mesure les anciens genres et à encombrer les ouvrages descriptifs d'espèces douteuses et vaguement caractérisées. Cette fâcheuse propension, qui peut aboutir à noyer la science dans une nomenclature stérile, a dès à présent le grave inconvénient d'obscurcir la notion d'espèce, qui est cependant la seule base solide de toute classification. La cause principale, sinon la seule, en est, à mon sens, dans le défaut d'une définition spéciale au sujet et faite, non plus a priori, mais d'après les données de l'observation. C'est ce à quoi je vais essayer de remédier en proposant pour l'espèce botanique une nouvelle définition que je crois plus conforme à ce qui est réellement que celles qui ont été adoptées jusqu'à ce jour.

„On admet, et certainement avec raison, que l'autonomie spécifique se traduit extérieurement dans la forme, dans ce que l'on a appelé le faciès de la plante; aussi toutes les définitions de l'espèce ont-elles pris, explicitement ou implicitement, cette donnée pour point de départ, en la rectifiant par le principe de la fécondité continue. Il est visible aujourd'hui que ces définitions, presque toutes proposées par des zoologistes et pour la zoologie, ne peuvent plus être acceptées par les botanistes comme une règle infaillible, puisqu'elles ont enfanté l'anarchie dans une partie fort importante du travail scientifique, et que les espèces les plus contestables peuvent y trouver leur justification. Il est donc essentiel que l'espèce soit plus exactement définie et quelle soit vérifiée au besoin par un critérium rigoureux. Essayons de découvrir ce critérium, en examinant d'abord ce que l'espèce est en elle-même.

„Malgré l'autorité des idées régnantes, et d'accord en cela avec beaucoup de botanistes, je ne considère point les espèces comme des unités équivalentes; je leur trouve au contraire les plus grandes inégalités de valeur. Toute idée nouvelle, pour être exprimée clairement, exige l'emploi d'un mot nouveau; qu'on me permette donc celui de spéciété pour désigner l'état d'espèce, ou, si l'on veut, les titres qu'une forme donnée peut avoir à être considérée comme espèce. Nous allons voir que cette spéciété est toujours relative et que la mesure n'en peut-être évaluée que par la comparaison des formes plus ou moins voisines, plus ou moins éloignées, qu'il s'agit de qualifier. Prenons un exemple:

„Les *Datura stramonium* et *D. tatula*, que la plupart des botanistes n'hésitent pas à distinguer malgré leurs affinités évidentes, diffèrent l'un de l'autre par des caractères saisissables et que l'expérience a prouvé être constants. Ces deux plantes sont, vis-à-vis l'une de l'autre, dans un certain rapport de spéciété dont le degré n'est pas encore déterminé par ce seul rapprochement. Mais si nous mettons en regard de ces deux formes le *Datura metel*, nous reconnaissons pour ainsi dire instantanément qu'il diffère plus des *D. stramonium* et *tatula* que ceux-ci ne diffèrent entre eux. De là naît dans l'esprit le sentiment d'un second degré de spéciété plus grand que le premier. Un troisième degré plus grand encore se manifestera, si nous faisons intervenir, comme nouveau terme de comparaison, le *Datura ceratocaula*. En nous bornant à ces quatre plantes, nous trouvons déjà que la valeur spécifique du *D. stramonium* est fortement caractérisée relativement au *D. ceratocaula*, qu'elle l'est moins relativement au *D. metel*, et moins encore vis-à-vis du *D. tatula*. Cet exemple, que nous pourrions compléter en intercalant entre ces quatre termes les autres espèces du genre, suffit pour établir l'inégalité de valeur des formes réputées spécifiques, et montrer en même temps que cette valeur est toute relative.

„Mais l'expérience a démontré surabondamment que les espèces végétales sont souvent très variables dans leur faciès, qu'un grand nombre de variétés dont l'origine est connue se conservent indéfiniment, et toujours semblables à elles-mêmes, par voie de génération; que d'un autre côté des formes indubitablement spécifiques par leur organisation et d'une parfaite stabilité se croisent aisément les unes les autres, et donnent naissance à une postérité indéfiniment féconde. La règle de la fécondité continue, quoique consacrée par les définitions les plus célèbres, aussi bien que celle du sentiment plus ou moins vague des ressemblances, devient donc tout à fait insuffisante ici. De là, la nécessité d'ajouter quelque chose à ces définitions et surtout de tenir compte, en les modifiant, de l'inégale valeur des espèces. Notre critérium ne sera donc plus seulement la fécondité continue, mais aussi la considération des phénomènes variés qui résultent du croisement des formes voisines.

„Partant de ces principes, je définirai l'espèce: La collection des individus, quelque dissemblables qu'ils soient par le faciès, qui peuvent se féconder réciproquement et par là donner naissance à une postérité indéfiniment féconde, qui conserve dans toute la série des générations les traits propres à chacun des deux premiers as-

cendants dont elle est issue, à moins que de nouveaux croisements n'en viennent troubler la transmission.

„Les espèces n'étant pas équivalentes, nous nous servirons encore du croisement pour fixer leurs degrés de spéciété relative. Nous pourrions les réduire aux cinq suivants:

„1. L'espèce ou, plus exactement, la spéciété au premier degré, lorsque les deux plantes comparées ne peuvent jamais se féconder réciproquement. Exemple: Poirier et pommier, melon et concombre, etc. . . .¹⁾

„2. La spéciété du deuxième degré, lorsque les deux plantes pouvant être à la rigueur fécondées l'une par l'autre, l'hybride qui en résulte, non seulement est stérile par lui même, mais résiste encore à l'action du pollen du père ou de la mère. Exemple: *Nicotiana rustica* et *N. californica*.

„3. La spéciété du troisième degré, caractérisée par la possibilité de féconder l'hybride par le pollen des deux parents, ou au moins de l'un d'eux, bien qu'il soit stérile par l'avortement de son propre pollen. Exemple: *Nicotiana angustifolia* et *N. glauca*, dont l'hybride (*N. glauco-angustifolia*), stérile par lui même, est aisément fécondé par le pollen du *N. angustifolia*.

„4. La spéciété du quatrième degré, qui est celle de deux espèces dont les hybrides sont plus ou moins féconds pendant un nombre limité de générations, après quoi cette postérité bâtarde s'éteint par l'imperfection croissante du pollen, ou retourne, sans s'éteindre, au type de l'un des deux parents par l'élimination graduelle des caractères de l'autre. Exemple: *Primula veris* et *P. suaveolens*.

„5. La spéciété du cinquième degré, quand les deux espèces comparées se croisent réciproquement avec facilité et que leur descendance, aussi féconde qu'elles-mêmes, se perpétue indéfiniment sans rentrer d'une manière complète dans les types paternel et maternel, mais aussi sans offrir d'uniformité dans les individus dont elle se compose. Exemple: *Petunia nyctaginiflora* et *P. violacea*.

„On remarquera que ce cinquième degré de spéciété échappe presque à la définition que j'ai donnée de l'espèce; c'est qu'effectivement nous sommes ici sur la limite incertaine qui sépare l'espèce proprement dite de la variété, et il est quelquefois indifférent de qualifier espèce, race ou variété, les formes assez voisines l'une de l'autre pour donner lieu au phénomène que je viens d'indiquer.

„Par une observation suivie, et en s'affranchissant autant que possible de l'influence des idées courantes, on en vient à reconnaître que tous les degrés existent entre la spéciété la plus forte et celle qui l'est le moins; qu'il y a une gradation insensible entre l'état d'espèce absolue et celui de variété même passagère, et que si l'on s'en tient aux anciennes définitions, on pourra légitimement qualifier espèce ce que l'expérience démontre n'être que variété, et réciproquement appeler variété, ce qui est une véritable espèce naturelle.

„Le fait incontestable aujourd'hui de la division des espèces en variétés persistantes, subdivisées elles-mêmes en variétés secondaires qui sont aux premières ce que l'espèce est au genre, ouvre de nouveaux aperçus à l'esprit. On se demande naturellement d'où viennent les analogies qui ont fait réunir des espèces distinctes en genres et en familles. Il n'est pas possible, à moins de déraisonner, d'attribuer ce grand phénomène au hasard; indubitablement il a une cause, et, comme tous les phénomènes matériels, une cause immédiate matérielle. Quelque théorie qu'on se fasse à ce sujet, je ne puis pour ma part y voir qu'un fait du même ordre que celui de la division des espèces en races et en variétés, et j'en conclus que toutes les analogies, que tout ce qu'il y a de commun entre les espèces d'un même groupe naturel a été puisé à une source commune. Ceci revient à dire que les espèces d'un même genre

¹⁾ Tous les exemples que je cite ici sont le résultat d'expériences qui ont été faites au Muséum.

ou d'une même famille sont autant de formes dérivées dont le type primordial s'est successivement divisé dans le cours des âges. Les espèces seraient donc, si l'on veut me passer cette comparaison, la monnaie d'une forme première où elles étaient en puissance, et leurs divers degrés de spécificité seraient l'indice de leur ancienneté relative. Cette conception des rapports des espèces exclut toute idée de série, mais elle serait exactement représentée par un arbre, véritablement généalogique dont la division en branches et en rameaux serait l'image des évolutions successives du règne végétal, évolutions dont les derniers résultats sont les espèces actuelles et leurs variétés.

„J'examinerai prochainement, avec plus de détails, ces différentes questions dans un Mémoire que je prépare sur les hybrides végétaux et sur les conséquences à tirer de l'hybridité.“

Dans le mémoire présenté en 1861 à l'Académie des Sciences, Naudin revient en effet sur la question des espèces et montre que leur délimitation est entièrement facultative. La définition la plus commode est celle de Cuvier, mais son application est difficile lorsqu'on ne fait pas les expériences nécessaires pour comparer les ressemblances des groupes voisins entre eux. La ressemblance extérieure ne suffit pas pour résoudre le problème des affinités; celles-ci sont mieux mises en évidence par les croisements bien qu'il arrive, rarement il est vrai, que l'aptitude des espèces à se croiser et la fertilité des hybrides qui en résultent ne sont pas proportionnelles à l'affinité apparente des espèces souches. Ainsi le Melon (*Cucumis Melo*) et le *Cucumis trigonus*, très différents l'un de l'autre, donnent naissance à des hybrides fertiles, alors que les trois espèces de Courges comestibles (*Cucurbita*), si voisines en apparence que la plupart des botanistes n'ont pas su les distinguer, ne fournissent dans aucun cas une graine hybride ayant des chances de germer. De même le *Nicotiana glauca*, donna avec les formes *angustifolia* et *macrophylla* du *N. Tabacum* des hybrides très fertiles par l'ovaire, tandis que la même espèce croisée avec *N. glutinosa*, qui appartient à la même section du genre, donne un hybride stérile à la fois par l'ovaire et par les étamines.

La séparation entre espèces, races et variétés reste facultative, car il n'y a aucune différence qualitative précise entre ces groupes de formes; „on les fait plus larges ou plus étroites, suivant l'importance qu'on donne aux ressemblances et aux différences“ des divers individus comparés. Naudin insiste ici particulièrement sur la „pulvérisation“ des espèces par Jordan (dont il ne cite pas le nom): „Si ceux qui ont inauguré ces raffinements scientifiques n'ont pas commis l'erreur de prendre des altérations individuelles, non transmissibles et ne faisant pas groupe, c'est à dire de simples variations, pour des formes communes à un nombre indéfini d'individus, très stables, très fidèlement transmissibles dans toutes les générations consécutives, on est forcé de reconnaître qu'ils ont procédé logiquement.“ Onze ans plus tard, après une visite à Jordan et des con-

trôles expérimentaux, Naudin affirma la confiance qu'il avait en cet „observateur perspicace, patient, consciencieux, auquel la science doit beaucoup d'intéressantes découvertes“. Il s'excusa presque d'en combattre les idées et de trouver, dans la permanence héréditaire des formes multiples du *Draba verna*, une preuve de plus en faveur de la théorie de la descendance des êtres.

Darwin aurait certainement été très embarrassé par les découvertes de Jordan dont il ne paraît pas avoir eu une connaissance directe. D'ailleurs Darwin et Naudin avaient sur le problème de la descendance des opinions assez divergentes. Madame Charles Naudin a eu l'amabilité de me communiquer un manuscrit de son mari complétant les notions qu'il avait acquises de l'espèce et de leur évolution. Il n'est pas douteux que ses convictions exprimées en 1863, ont été renforcées et éclairées par la récente publication de l'*Origin of species*, mais elles diffèrent assez de celles de Darwin pour qu'on puisse conserver à Naudin l'originalité d'une conception qui s'accorde admirablement avec certaines des vues de Nægeli (1884) et d'Eimer (1898). Naudin est le précurseur des partisans de l'Orthogénèse.

„Depuis que ces idées¹⁾ ont été émises ajoute Naudin en 1863, j'ai pu les modifier dans quelques détails, mais le fond en est resté dans mon esprit. Je crois donc à l'unité d'origine et à la parenté des êtres vivants d'un même embranchement et d'un même Règne, et, comme conséquence, à un foyer unique de création où ont été élaborées d'un blastème commun, les souches de ces grands embranchements. Cette unité première de lien n'exclut pas les centres secondaires de multiplication, auxquels je crois également, et dont, après tant de dislocations de la surface du globe, il reste encore des vestiges. Ce que je regarde comme non moins certain, c'est que les formes, en se multipliant dans le cours des âges, ont toujours suivi des voies divergentes, et que, par conséquent, il est contraire à la marche de la nature de supposer que les espèces puissent se changer les unes dans les autres, ou que deux espèces puissent se fondre en une seule par l'hybridation [8].“

¹⁾ Ces idées sont les *Considérations philosophiques sur l'espèce* (p. 29) publiées en 1852 et reproduites sans additions à la fin de ses *Nouvelles recherches sur l'Hybridité* en 1863.

Chapitre II.

Recherches sur l'hybridité dans les végétaux par Ch. Naudin.

En 1861, l'Académie des Sciences mit au concours, pour le Grand prix des Sciences physiques en 1862, la question suivante:

„Étudier les hybrides végétaux au point de vue de leur fécondité et de la perpétuité ou non-perpétuité de leurs caractères.

„La production des hybrides entre des végétaux de diverses espèces d'un même genre est un fait constaté depuis longtemps, mais il reste encore beaucoup de recherches précises à faire pour résoudre les questions suivantes, qui ont un égal intérêt au point de vue de la physiologie générale et de la détermination des limites des espèces, de l'étendue de leurs variations:

„1^o Dans quel cas ces hybrides sont-ils féconds par eux-mêmes? Cette fécondité des hybrides est-elle en rapport avec les ressemblances extérieures des espèces dont ils proviennent ou signale-t-elle une affinité spéciale au point de vue de la génération, comme on l'a remarqué pour la facilité de la production des hybrides eux-mêmes?

„2^o Les hybrides stériles par eux-mêmes doivent-ils toujours leur stérilité à l'imperfection du pollen? Le pistil et les ovules sont-ils toujours susceptibles d'être fécondés par un pollen étranger convenablement choisi? Observe-t-on quelquefois un état d'imperfection appréciable dans le pistil et les ovules?

„3^o Les hybrides se reproduisant par leur propre fécondation conservent-ils parfois des caractères invariables pendant plusieurs générations et peuvent-ils devenir le type de races constantes, ou reviennent-ils toujours, au contraire, aux formes d'un de leurs ascendants au bout de quelques générations, comme semblent l'indiquer des observations récentes?“

Deux Mémoires ont été présentés à la commission composée de A. Brongniart, Decaisne, Tulasne, Moquin-Tandon, et Duchartre rapporteur. Celui de Naudin, non signé, fut classé le premier et eut le prix; le second était présenté par Godron, professeur de botanique à la faculté des Sciences de Nancy, auteur d'un volumineux ouvrage paru en 1858 intitulé *De l'Espèce*.

Le mémoire de Godron eut une mention très honorable; les expériences moins nombreuses, les documents incomplets, les conclusions partiellement inexacts sont, d'après Duchartre (1863), les motifs invoqués par la commission pour justifier sa décision.

Le sujet d'ailleurs paraissait provoqué par les résultats auxquels Naudin était déjà arrivé dès 1858. Le retour aux ascendants

semble, d'après des observations récentes, être la règle générale; tel est le problème posé dans le troisième point du questionnaire. Mais, parmi les observations récentes, il fallait aussi tenir compte de l'extraordinaire production de l'*Aegilops triticoïdes*, spontanée sur tout le littoral Méditerranéen, décrite par Bertoloni comme une espèce et considérée comme telle pendant longtemps. Godron avait réussi à produire expérimentalement cette forme dès 1854 par la fécondation artificielle de l'*Aegilops ovata* par le pollen du Blé (*Triticum vulgare*) et cette forme nouvelle, à étamines stériles, donnait des plantes d'*Aegilops speltaeformis* lorsqu'on en fécondait les ovaires par le pollen du blé.

Ainsi, le débat jugé par les commissaires de l'académie en 1861 portait essentiellement sur la stabilité des formes hybrides expérimentales.

Godron (1863) affirmait que:

„1^o la fécondité absolue, dès la première génération, caractérise les métis de deux races ou de deux variétés d'une même espèce;

„2^o que la stérilité des hybrides simples, isolés de leurs parents, est la preuve qu'ils proviennent de deux espèces distinctes;

„3^o que l'hybridité n'est pas possible entre deux espèces de genres naturels différents.“

D'autre part, Naudin prouva par de nombreuses expériences que:

1^o Les hybrides d'espèces, loin d'être condamnés à une stérilité absolue par l'isolement, sont fréquemment capables de produire de bonnes graines. La fécondité d'ailleurs est plus ou moins grande, selon les cas, et cette fécondité est bien en rapport avec la proportion des grains de pollen normaux.

2^o Les hybrides féconds ont une tendance évidente à reprendre l'un ou l'autre type présenté par les espèces parentes, et cela sans l'intervention d'un autre pollen que celui des hybrides eux-mêmes.

3^o Les caractères des parents se montrent sur l'hybride, non pas fondus, mais rapprochés, juxtaposés comme les éléments d'une mosaïque; cette disjonction des essences spécifiques est la cause véritable du retour des hybrides aux parents.

Voici les éléments de cette démonstration, déjà esquissée en 1856:

(Note présentée à l'Académie des Sciences le 7 avril 1856;
t. 42, p. 625—628.)

Botanique. — Observation constatant le retour simultanément de la descendance d'une plante hybride aux types paternel et maternel; par M. Ch. Naudin, aide naturaliste au Muséum.

(Renvoi à l'examen de la section de Botanique.)

„Une question souvent débattue entre les botanistes physiologistes et sur laquelle les esprits sont encore loin d'être fixés, est celle de savoir si la postérité des plantes hybrides fertiles, c'est-à-dire capables de se féconder par leur propre pollen, conserve indéfiniment les caractères mixtes de l'hybride ou revient, après un temps plus ou moins long, au type de l'un des deux parents. Peu d'expériences suivies ont été faites en vue de la résoudre, et les conclusions qu'en faveur de l'une ou de l'autre hypothèse on a tirées d'un petit nombre de faits, peut-être pas suffisamment authentiques ou incomplètement observés, me paraissent encore trop aventurées pour qu'on doive leur donner définitivement place dans la science. Sans exprimer ici une opinion arrêtée, je crois devoir rapporter une observation qui, je l'espère, jettera quelque jour sur la question controversée, en prouvant que, dans certains cas au moins, la postérité des hybrides fertiles manifeste une tendance incontestable à reprendre les caractères des espèces dont ces hybrides sont issus.

„Les plantes qui me fournissent le sujet de cette observation descendent, par première génération, d'une Primevère hybride, trouvée en 1854, dans un jardin, par M. Weddell, qui l'apporta vivante au Muséum. Cette plante continua à y fleurir et donna quelques graines qu'on eut lieu de croire bien conformées, M. Weddell soupçonnait avec grande probabilité que l'un des parents était la variété à fleurs pourpres du *Primula grandiflora*, qui était d'ailleurs cultivée en plates-bandes au voisinage de l'hybride, mais il conservait des doutes sur l'espèce de l'autre parent. Quoiqu'il en soit. M. Decaisne, en prévision des changements qui pouvaient s'opérer dans la descendance de l'hybride, en fit peindre les fleurs à l'aquarelle, afin qu'elles restassent toujours comme terme de comparaison. Cette précaution fut d'autant plus utile, que l'hybride périt dans le courant de l'année.

„Au mois de novembre 1854, je fis semer les graines qui avaient été récoltées; j'en obtins dix plantes, dont six étaient au 1^{er} avril en pleine floraison. De ces six plantes, une seule a conservé les caractères à peu près intacts de l'hybride; les cinq autres se sont séparées en deux camps, reproduisant dans l'un, le type du *Primula officinalis* à petites fleurs jaunes, dans l'autre, celui du *Primula grandiflora*, à grandes fleurs pourpres ou violacées.

„Deux de ces plantes peuvent être considérées comme entièrement revenues au type du *Primula officinalis*. La comparaison attentive que j'en ai faite avec un pied fleuri de cette dernière espèce, ne m'a fait trouver entre elles et lui aucune différence appréciable, si ce n'est peut-être que le pédoncule commun de l'inflorescence y est un peu plus court. C'est, de part et d'autre, le même feuillage, la même forme, la même grandeur et le même coloris dans les fleurs. Dans les trois plantes, le pollen était exactement semblable, et également bien conformé; tous ou à peu près tous les grains de ce pollen avaient atteint leur développement normal et paraissaient aptes à opérer l'imprégnation.

„Une troisième plante issue de l'hybride touchait encore de très-près au *P. officinalis*, mais ses corolles, du double plus grandes et un peu plus étalées, ccusaient, malgré leur coloris jaune, un reste déjà sensible de la sève du *Primula grandiflora*. Le pédoncule commun de l'inflorescence, relativement court, était un autre point de contact avec cette seconde espèce, chez laquelle il est rudimentaire

et pour ainsi dire nul. La presque totalité des grains du pollen étaient bien conformés; on n'en voyait qu'un très petit nombre, 1 sur 50 peut-être, qui n'était arrivé qu'à demi-grosueur et paraissait impropre à opérer la fécondation.

„Un quatrième pied a seul conservé les caractères de l'hybride dont il descend; sa corolle est intermédiaire pour la grandeur entre celles des *P. officinalis* et *grandiflora*, et ce caractère mixte n'est pas démenti par la coloration mordorée de cet organe où le jaune et le pourpre des deux espèces se fondent l'un dans l'autre. Le pollen présente ici un déchet considérable: examiné sous le microscope, il nous a présenté, à M. Decaisne et à moi, une proportion beaucoup plus forte de grains arrivés à l'état parfait. D'après plusieurs calculs que nous en avons faits, nous avons trouvé que les bons grains étaient aux mauvais comme 61 est à 98, ou, en chiffres réduits, comme 3 est à 5.

„Les deux dernières plantes reproduisent presque identiquement la variété à fleurs purpurines du *P. grandiflora*, seulement les teintes de la corolle en sont affaiblies: dans l'un d'eux, la coloration pourpre est seulement un peu moins vive que dans le type spécifique; dans l'autre, elle est sensiblement plus pâle et approche de la couleur lilas. Dans toutes deux, le pédoncule commun est rudimentaire et les pédicelles particuliers fort allongés, comme chez le *P. grandiflora*; mais, chose à noter, tandis que dans l'échantillon à corolle plus vivement colorée la presque totalité des grains de pollen semble bien constituée, dans celui où la coloration est affaiblie la proportion du pollen incomplètement développé est au contraire presque double de celle du pollen arrivé à grosueur normale. Nous avons effectivement trouvé, d'après plusieurs calculs, 112 bons grains contre 16 mauvais; c'est, comme l'on voit, à peu chose près, 16 contre 31, ou plus simplement encore, 1 contre 2.

„Depuis le moment où ces observations ont été faites, un septième pied de notre Primevère issue de l'hybride a fleuri; il retourne, comme les deux dont je viens de parler, au type du *P. grandiflora* dont il diffère à peine; je n'en ai pas examiné le pollen.

„Ainsi sur sept plantes provenues des graines d'un hybride fécondé par son propre pollen, une seule conserve la forme intermédiaire de cet hybride; trois plantes reviennent au type du père, et trois, à celui de la mère, et cela à la première génération. Ne dirait-on pas que la nature a hâte de faire disparaître des formes bâtardes qui n'entrent pas dans son plan, et qu'elle y arrive, non seulement par l'imperfection du pollen chez un grand nombre d'hybrides, mais aussi, quand ces hybrides sont féconds, par la séparation des deux essences spécifiques que l'art ou le hasard ont violemment réunies?

„L'expérience n'est pas encore complète, et le fait que je viens de signaler ne suffit pas pour asseoir un jugement définitif. Il faudrait, pour cela, suivre la descendance des plantes pendant plusieurs générations successives, mais il est permis déjà de conjecturer que celui des deux éléments spécifiques qui domine dans chacune des séries divergentes de nos Primevères hybrides finira par éliminer totalement le plus faible, et, qu'à la longue, les plantes obtenues par voie de semis ne différeront plus des types proprement dits du *P. officinalis* et du *P. grandiflora*, parents de l'hybride primitif.

„Je suis loin de prétendre que ce soit là une règle générale; je crois au contraire que les lois qui régissent l'hybridité, chez les végétaux, varient d'espèce à espèce, et qu'il n'est pas permis de conclure d'un hybride à un autre. C'est ce qui résultera, je l'espère, des expériences multipliées qui m'occupent, depuis déjà plus de deux ans au Muséum.“

(Voir le No. 6 des Notes et Additions, p. 98.)

(Note présentée à l'Académie des Sciences, 31 octobre 1859, t. 49, p. 616—619.)

Physiologie végétale. — Observation d'un cas d'hybridité disjointe entre deux espèces de *Datura*; par M. Ch. Naudin.

(Commissaires: MM. Brongniart, Tulasne, Moquin-Tandon.)

„Il existe dans l'histoire des hybrides végétaux, deux faits bien connus qui constatent que les caractères des deux espèces productrices de l'hybride ne se répartissent pas toujours d'une manière uniforme sur toutes les parties de ce dernier, mais que, dans certains cas, tantôt ceux de l'un, tantôt ceux de l'autre, se montrent çà et là isolément, comme si les deux virtualités spécifiques accidentellement réunies sur le même individu faisaient effort pour se séparer. Ces deux faits sont, d'une part, celui de l'oranger bizzarrie, hybride du citronnier et de l'oranger qui a été si bien observé par Galesio et Poiteau au commencement de ce siècle; d'autre part, celui du *Cytisus Adami*, hybride stérile du *C. laburnum* et *C. purpureus*, qui émet de loin en loin des rameaux appartenant exclusivement à l'une ou à l'autre de ces deux espèces et produisant des fleurs fertiles. Je viens d'observer un troisième fait du même genre et qui me paraît assez intéressant pour être porté à la connaissance de l'Académie. Il s'est présenté sur quelques hybrides du *Datura levis* fécondé par le *D. stramonium*, deux espèces parfaitement distinctes, quoique assez analogues, et qu'on reconnaît à première vue à la différence de leurs fruits, plus petits, très lisses et un peu blanchâtres dans le premier, plus gros, d'un vert foncé et armés de forts piquants dans le second. Voici dans quelles conditions l'expérience a été faite:

„Dans les premiers jours du mois d'août 1858, quatre fleurs de *D. levis* ayant été castrées dans le bouton et avant l'ouverture des anthères, leurs stigmates furent couverts, au moment où les corolles s'ouvrirent, de pollen de *D. stramonium*. Les quatre ovaires se développèrent et je récoltai en octobre un pareil nombre de capsules bien développées et remplies de bonnes graines; celles-ci furent semées le 12 avril 1859 et levèrent à peu près toutes, mais je n'en conservai que quarante jeunes plantes, nombre qui me parut suffire pour juger en toute certitude des résultats du croisement.

„Ces quarante plantes prospérèrent; mais au lieu de fleurir dans toutes les dichotomies comme le font les *Datura stramonium* et *levis* de race pure, elles perdirent tous leurs boutons dans les sept ou huit premières bifurcations absolument comme cela était arrivé en 1855 sur les cent vingt sujets hybrides de *D. stramonium* et de *D. tatula*, ainsi que d'autres provenant des *D. stramonium* et *ceratocaulis*, dont, il y a quelque temps, j'ai entretenu l'Académie (Compte rendus, 1856, 2^e semestre, p. 1003).

„En même temps, les plantes s'élevaient beaucoup plus que les nombreux échantillons des deux espèces parentes qui croissaient dans leur voisinage; aujourd'hui leur taille moyenne est d'un tiers plus haute que celle du *D. stramonium* et environ le double de celle du *levis*. Ce qui n'est pas moins remarquable, c'est que toutes ont exactement l'aspect et le port du *D. stramonium* de race pure, absolument comme si elles descendaient uniquement de ce dernier: phénomène du reste identique avec celui que j'ai signalé dans les hybrides du *D. stramonium* et du *D. ceratocaulis*, chez lesquels toute influence de cette dernière espèce paraissait annihilée.

„Ce n'est qu'à partir des dichotomies des huitième et neuvième degrés que les hybrides dont il est question aujourd'hui commencèrent à fleurir; les premières fleurs s'ouvrirent sur la fin du mois d'août et au commencement de septembre, c'est-à-dire à une époque de l'année où les individus de deux espèces parentes, de même âge, avaient depuis longtemps mûri des fruits et répandu des graines. Les capsules qui ont succédé à ces fleurs et qui, au 30 octobre, sont encore loin de la maturité, ne présentent aucune différence appréciable avec celles du *D. stramonium*, si ce n'est

que, chez un certain nombre, les piquants paraissent un peu moins développés ou un peu moins pressés que dans ce dernier. Mais sur les quarante individus qui font l'objet de cette observation, il s'en trouve trois chez lesquels les traits du *D. levis* apparaissent avec des caractères tellement accusés, qu'il n'est pas possible de les méconnaître, et cela d'autant mieux, qu'au lieu d'être disséminés et comme fondus dans ceux de l'autre espèce, ils sont tous concentrés sur les fruits. On y voit effectivement ces derniers se partager entre les formes si nettement tranchées de ceux des deux espèces parentes, mais de telle manière, qu'un quart, un tiers, une moitié ou les trois quarts d'un même fruit appartiennent exclusivement à l'une ou à l'autre, présentant ainsi un côté d'un vert foncé et hérissé de piquants, comme dans le *D. stramonium*, tandis que l'autre, entièrement inerme, revêt la teinte grisâtre des capsules de *D. levis*. Cette séparation des deux natures alliées va même quelquefois jusqu'à se manifester par l'inégalité des côtés d'une même capsule, ce qui appartient au *D. stramonium* dépassant notamment ce qui est du *D. levis*. Ainsi l'influence de l'espèce mère, longtemps latente, finit par se faire jour dans les organes de la fructification, et il semblerait qu'à partir de ce moment elle tend à son tour à prédominer sur celle de l'espèce conjointe, car, à mesure que la végétation a fait des progrès, les fruits formés postérieurement se sont de plus en plus rapprochés de ceux du *D. levis*, au point que la plupart de ceux qui apparaissent en ce moment n'en diffèrent plus du tout. Il y aurait certainement de l'intérêt à continuer cette expérience pour observer ce qui adviendrait à une seconde génération, mais, comme je l'ai dit tout à l'heure, les plantes ont fleuri si tardivement et la saison est déjà si froide, qu'il est peu probable que les graines d'aucune d'entre elles parviennent à mûrir.

„Quoi qu'il en soit, il me paraît démontré que, dans certaines catégories d'hybrides, divers traits du père ou de la mère peuvent apparaître dans toute leur pureté, soit sur un organe, soit sur un autre. Dans les trois plantes hybrides dont il s'agit, le feuillage appartient exclusivement au *D. stramonium*, tandis que le fruit, ou au moins le péricarpe, revient partiellement au *D. levis*, absolument comme se fait dans l'orange bizarrerie la séparation de ce qui est orange d'avec ce qui est citron. Cette forme si remarquable d'hybridité me paraît mériter d'être distinguée de l'hybridité ordinaire générale par une dénomination propre; je la nommerai, en conséquence, hybridité disjointe.

„Un fait qui est encore à noter ici, c'est l'énorme prédominance du *D. stramonium* dans les quarante sujets hybrides issus de son croisement avec le *D. levis*. Nous l'avons vu prédominer de même dans le produit de son croisement avec le *D. ceratocaulis*, mais avec cette différence essentielle que, dans ce dernier cas, il a joué le rôle de mère a tandis qu'il a rempli celui de père dans le premier. Ceci répond une fois pour toutes aux partisans exclusifs de la prédominance du père ou de celle de la mère dans la progéniture hybride. Le retour plus ou moins rapide de cette progéniture aux types des espèces productrices ne tient pas, ainsi que j'ai déjà essayé de le démontrer, au rôle de père ou de mère, mais à une certaine supériorité de l'une des deux espèces sur l'autre, supériorité en vertu de laquelle elle exerce sur la descendance hybride une plus grande puissance d'assimilation. On exprimerait la même idée en disant que dans la lutte qui s'établit entre les espèces conjointes, l'une des deux, tantôt le père, tantôt la mère, est vaincue et finalement éliminée par l'autre.

„On saisit sans peine le lien qui existe entre l'hybridité disjointe et le retour graduel de l'hybride ordinaire aux types spécifiques de leurs parents. Au fond c'est le même phénomène, celui du dégagement de deux espèces violemment réunies. Dans le premier cas, le dégagement s'effectue localement et brusquement, dans le second, il se fait avec lenteur et dans l'ensemble des organes; mais de quelque manière qu'il arrive, il est le critérium de l'autonomie spécifique relative des deux formes qui ont concouru à la production de l'hybride.“

(Extrait des Nouvelles Archives du Muséum, 1865, t. 1.)

Nouvelles Recherches sur l'Hybridité dans les végétaux

par M. Ch. Naudin.

Première partie.

Résumé des expériences et des observations qui ont été faites au Muséum, de l'année 1854 à l'année 1861 inclusivement.

No. 7. *Datura Stramonio-tatula* [9].

Deux générations.

Datura Stramonium (M.) L.

Plante dressée, haute d'un mètre, à ramifications dichotomes, à fleurs et fruits solitaires dans toutes les dichotomies. Tiges et rameaux d'un vert clair. Fleurs blanches. — Capsule épineuse.

Datura Tatula (F.) Lin.

Même port et même taille que dans le *D. Stramonium*.
Tiges et rameaux d'un pourpre obscur.
Fleurs violacées.
Capsule épineuse.

Les deux plantes dont nous allons observer le double croisement sont à peu près l'exacte répétition l'une de l'autre; elles semblent sorties du même moule, mais elles diffèrent constamment par la teinte de leurs tiges et le coloris de leurs fleurs. Les monographes ont été partagés sur la question de savoir si on devait les considérer comme des espèces distinctes, ou comme de simples variétés d'une même espèce; les résultats de leur croisement vont nous montrer, entre autres faits intéressants, qu'on doit tenir ces deux formes pour deux bonnes espèces.

Le 19 août et le 14 septembre 1854, deux fleurs de *Datura Tatula*, castrées dans le bouton, sont fécondées par le pollen du *D. Stramonium*. Toutes deux nouent et forment des fruits où pas une graine n'avorte. Une partie de ces graines, semées le 16 avril 1855, me donne quatre-vingt-seize plantes qui prennent un développement tout à fait inusité, puisqu'en octobre, lorsqu'elles cessent de croître, la plupart s'élèvent à plus de deux mètres, c'est-à-dire au double de la taille ordinaire des deux espèces parentes. Par tout leur faciès, elles sont intermédiaires entre ces deux espèces, mais avec un feuillage notablement plus grand. Leurs tiges et leurs branches sont lavées de pourpre obscur, moins foncé cependant que dans le *D. Tatula*. Toutes, sans exception, perdent leurs boutons de fleurs dans les quatre ou cinq premières dichotomies et il n'y en a même qu'un petit nombre qui les gardent et qui fleurissent à cette hauteur; la plupart ne parviennent à ouvrir leurs boutons et à nouer leurs fruits que dans les huitièmes, neuvièmes et dixièmes dichotomies, c'est-à-dire tout à fait aux sommités, et par suite très tardivement. Ces fleurs sont violacées, mais plus pâles que celles du *D. Tatula* pur; toutes sont fertiles et nouent des fruits aussi pourvus de graines que ceux des espèces parentes, mais ces fruits, à cause de la saison avancée, ne parviennent pas tous à maturité.

Ainsi une taille beaucoup plus haute que dans les types producteurs, et la chute anticipée des fleurs dans les premières dichotomies, ce qui amène une fructification tardive, tels sont les principaux traits de cet hybride, dont toute la collection présente la plus grande uniformité. Nous verrons reparaitre ces différents caractères dans tous les hybrides de cette section du genre *Datura*.

No. 8. *Datura Tatulo-Stramonium*.

Deux générations.

Le 15 août 1854, une fleur pareillement castrée du *D. Stramonium* est fécondée par le pollen du *D. Tatula*. L'ovaire noue et devient un très-beau fruit également rempli de bonnes graines. Quelques-unes de ces dernières sont semées en 1855, et donnent naissance à vingt-quatre plantes, dont vingt et une ressemblent exactement aux quatre-vingt-seize de l'expérience précédente. C'est la même taille exagérée et la même grandeur des feuilles; ce sont aussi les mêmes teintes affaiblies sur les tiges et les fleurs. Comme elles encore, elles ne fleurissent que dans les dernières dichotomies; et elles y produisent des fruits de grosseur normale, dont toutes les graines sont bien conformées. En un mot, ces deux séries d'hybrides se ressemblent tellement qu'il est tout à fait impossible de les distinguer l'une de l'autre.

Les trois autres plantes ne sont rien de plus que le *D. Stramonium*. Leur taille est à peine la moitié de celle des plantes hybrides, et, conformément aux allures de leur espèce, elles fleurissent et fructifient dans toutes les dichotomies, y compris la première. Comment se trouvent-elles là? Très-probablement parce que, dans la castration de la fleur de la plante mère, une anthère déjà entr'ouverte aura laissé tomber quelques grains de pollen sur le stigmate, et que ces grains auront concouru à la fécondation de l'ovaire, en même temps que ceux du *D. Tatula*.

Les graines de ces deux hybrides réciproques n'ont pas été récoltées; celles qui ont mûri sont tombées sur le sol et y ont germé en 1856. On a conservé une vingtaine de pieds, qui reproduisent à très-peu près le *D. Tatula* pur simple, par leur taille à peine supérieure à un mètre, leur fécondité dans les dichotomies inférieures, et les teintes plus foncées de leurs tiges et de leurs fleurs ¹⁾.

No. 9. *Datura Stramonio-quercifolia*.*D. Stramonium*. (M.)

Feuilles lobées, à lobes aigues, mais non découpées. Fleurs blanches, plus grandes que celles du *D. quercifolia*. Capsule épineuse.

D. quercifolia. (F.)

Feuilles découpées en lobes profonds, avec des sinus arrondis. Fleurs bleu-violacé pâle. Tiges d'un pourpre brun, dichotomes, fleurissant et fructifiant dans toutes les dichotomies. Capsule épineuse.

En août 1854 une fleur du *D. quercifolia*, castrée dans le bouton, est fécondée par le pollen du *D. Stramonium*. Il en résulte un fruit de grosseur ordinaire, dont toutes les graines sont convenablement développées. Semées en avril 1855, elles donnent une multitude de jeunes plantes, dont cinq seulement sont conservées, faute de place pour en transplanter un plus grand nombre.

Ces cinq plantes deviennent très-fortes; elles s'élèvent à 1 m. 80 cm. ou 2 m., le double de la taille du *D. quercifolia*, auquel elles ressemblent par les découpages profondes de leurs feuilles et par la teinte pourpre obscur de leurs tiges. Toutes perdent leurs boutons de fleurs dans les premières dichotomies, et ne fleurissent qu'aux sommités. Leurs fleurs sont d'un violet très pâle, mais toutes fertiles. Cet

¹⁾ Des expériences postérieures à celle-ci m'ont appris que les graines des hybrides de *D. Tatula* et *D. Stramonium* reproduisent ces deux espèces parfaitement pures, mais avec une proportion beaucoup plus grande pour le *D. Tatula* que pour le *D. Stramonium*.

hybride ressemble tant à l'espèce maternelle que, sans sa taille exagérée et la chute prématurée des fleurs dans les dichotomies inférieures, on n'hésiterait pas à l'identifier avec elle. Il est, dans son espèce, l'exact représentant du *D. Stramonio-Tatula*, où la prédominance de l'espèce maternelle a été remarquable, ainsi que nous l'avons vu plus haut.

No. 11. *Datura Stramonio-laevis*.

Trois générations.

D. Stramonium. (M.)

Voir plus haut, p. 49.

Capsule épineuse.

D. laevis. (F.) — *D. inermis*, Dunal.

Plante dressée, dichotome, à tige vert clair, semblable par le port au *D. Stramonium*, mais plus basse et plus ramassée. Fleurs blanches, presque de moitié plus petites que celles du *D. Stramonium*. Capsules plus petites d'un tiers que dans cette dernière espèce, plus arrondies, lisses, tout à fait inermes.

Le 4 du mois d'août 1858, par une journée très-chaude et très-favorable à ces sortes d'expériences, trois fleurs de *D. laevis*, préalablement castrées dans le bouton, furent richement fécondées par le pollen du *D. Stramonium*. De ces trois fleurs naquirent trois fruits de grosseur normale, qui furent récoltés mûrs le 23 septembre suivant. Ces fruits étaient aussi remplis de graines, et de graines bien conformées, que si elles avaient succédé à une fécondation légitime.

Une faible partie de ces graines, semée en avril 1859, me donna quarante plantes très-fortes, dont la hauteur était de 1 m. 50 cm. à 1 m. 80 cm., ce qui est environ le double de la taille de l'espèce maternelle, et au moins un tiers de plus que celle de l'espèce paternelle. Par le port, l'aspect du feuillage, la grandeur des fleurs, et finalement par les capsules hérissées de piquants, ces quarante plantes ne se distinguent pas, au premier abord du *D. Stramonium* (le père); l'influence maternelle semble entièrement annihilée. Mais les caractères accessoires de l'hybridité sont manifestes. Outre la taille notablement plus forte que celle de deux espèces parentes, toutes les fleurs tombent en boutons dans les premières dichotomies; elles ne commencent à s'ouvrir que dans les septièmes, huitièmes et neuvièmes, c'est-à-dire tardivement et aux sommités des plantes, absolument comme dans les autres hybrides de ce groupe.

En regardant de plus près, on finit par s'apercevoir que l'espèce maternelle, en apparence totalement évincée par le père de l'hybride, a cependant laissé sur sa progéniture une empreinte reconnaissable. Une partie notable de ces fruits épineux, outre qu'ils sont un peu moins grands que ceux du *D. Stramonium* pur, ont les épines sensiblement moins longues et moins fortes qu'elles ne le sont dans ce dernier; mais ce qui est surtout frappant c'est que, sur trois des plantes hybrides, beaucoup de fruits, très-épineux sur une partie de leur surface, sont totalement lisses et inermes sur le reste, réunissant ainsi, par compartiments distincts et nettement séparés, les traits les plus différentiels des deux espèces productives. Quelquefois le fruit se partage par moitiés entre le *D. Stramonium* et le *D. laevis*; plus souvent il n'y a qu'un quart ou une fraction plus faible du fruit qui appartienne à ce dernier. Ce qui est à noter encore c'est que les valves sans épines sont moins hautes que les valves épineuses, et qu'elles ne se joignent à elles qu'en gauchissant, comme des pièces qui ne sont pas faites pour aller ensemble. C'est ce qui arriverait si, après

avoir enlevé la moitié ou le quart du péricarpe d'un fruit du *D. Stramonium*, on essayait le combler le vide par un fragment correspondant du fruit moins grand du *D. laevis*.

C'est là la forme hybridité que j'ai appelé hybridité disjointe, et dont nous avons déjà vu un exemple, moins frappant il est vrai, dans le *Mirabilis longiflora-Jalapa*. [2] Elle est plus commune qu'on ne le croit; mais elle n'est pas toujours remarquée. On en a cependant signalé depuis longtemps des cas fort remarquables dans le *Cytisus Adami* et les variétés d'oranges dites Bizarrieres. On sait que le *C. Adami* est un hybride des *C. Laburnum* et *C. purpureus*, à peu près intermédiaire entre ces deux espèces, au moins par le feuillage et le coloris des fleurs qui sont entièrement stériles, et que de loin en loin il s'en détache des rameaux qui reproduisent identiquement tous les caractères de *C. purpureus* et *C. Laburnum*. Quelques personnes croient encore que cette forme mixte a été créée par la greffe, ce qui est extrêmement peu probable; mais cela fût-il, il n'en resterait pas moins que les deux essences violemment réunies tendent à se dégager l'une de l'autre, et qu'elles y réussissent quelquefois. Dans les Oranges bizarrieres, qui sont Oranges par certains côtés et Citrons par d'autres, le phénomène est identiquement le même, quoique occupant des organes différents. J'insiste sur ce phénomène, parce que je le regarde comme la véritable cause du retour des hybrides fertiles aux types spécifiques d'où ils proviennent.

Deuxième génération. — Une partie des fruits de l'hybride de première génération dont j'ai parlé tout à l'heure, quoique formés très tardivement, arriva à peu près à maturité. Des graines furent extraites des capsules où les deux types spécifiques étaient disjoints, et principalement de dessous les valves non épineuses, où s'imprimaient si visiblement les traits distincts du *D. laevis*. Ces graines, mal mûries, périrent pour la plupart pendant l'hiver dans l'appartement où on les conservait; elles furent néanmoins semées en 1860, et il y en eut quatre qui levèrent.

Les quatre plantes obtenues furent mises en pleine terre et devinrent très belles. Toutes quatre sont supérieures par la taille aux deux espèces parentes, mais déjà inégales entre-elles sous ce rapport. Sur ce nombre, il y en a une qui retourne entièrement au *D. stramonium*, qui fleurit et fructifie comme lui dans toutes les dichotomies, y compris la première, et dont les fruits sont aussi gros et aussi fortement armés que dans cette espèce. Deux autres, dont la taille atteint ou dépasse 1 m. 70 cm., rentrent de même dans le *D. Stramonium*, mais ne commencent à fleurir que dans les quatrièmes et cinquièmes dichotomies. La quatrième, au contraire, fait entièrement retour au *D. laevis*, par ses capsules absolument inermes et de même grosseur que dans cette espèce, mais elle accuse encore un reste d'hybridité par sa haute taille et par la chute des fleurs dans les quatre ou cinq premières dichotomies. Voilà donc encore un hybride fertile, et certainement fécondé par lui même, qui, dès la deuxième génération, se dissout et retourne, quoique en des proportions très-différentes, à chacun de ses ascendants. On voit, en même temps, qu'ici c'est l'espèce paternelle qui exerce la plus forte attraction sur la postérité hybride.

Des graines obtenues du premier croisement fait en 1858, et qui avaient été conservées, furent encore semées en 1860, et me procurèrent 12 plantes de première génération, sur lesquelles je retrouvai les caractères déjà observés en 1859; leurs graines ne furent pas récoltées, et celles qui parvinrent à maturité tombèrent à terre, où elles germèrent en grand nombre au printemps de 1861. Ces plantes ne furent pas toutes détruites, on se contenta de les éclaircir, pour faciliter leur croissance; et il en resta en tout trente-huit qui étaient, je le rappelle, de deuxième génération. Voici l'aspect qu'elles présentaient au mois de septembre 1861:

1° Un individu entièrement rentré dans le *D. laevis* quoique avec une taille sensiblement plus forte (1 m. 20 cm.), et fructifiant dans toutes les dichotomies. Ses capsules, totalement dépourvues d'aiguillons et d'aspérités, ne diffèrent en rien de celles de cette espèce.

2° Six individus remarquables par leur taille élevée de (1 m. 80 cm. à 2 m. 10 cm.), stériles dans les dichotomies inférieures, c'est-à-dire ne commençant à fructifier qu'à partir des cinquièmes, sixièmes et septièmes. Leurs capsules sont un peu moins grosses que celles du *D. Stramonium* et sont toutes épineuses, mais moins fortement que dans l'espèce pure, et sur plusieurs d'entre elles on observe, plus ou moins marqué, le phénomène de disjonction que j'ai signalé plus haut. Certaines capsules sont très lisses sur une ou deux valves, quelquefois seulement sur la moitié d'une valve et même moins encore, et les valves lisses sont toujours plus courtes que les valves épineuses, ce qui occasionne un certain gauchissement du fruit. On voit que ces six plantes reproduisent à peu près les traits de l'hybride premier.

3° Vingt-quatre de 1 m. 60 cm. à 2 m., stériles dans les cinquièmes, sixièmes et septièmes dichotomies inférieures, ne fleurissant par conséquent qu'à leurs sommités, mais ne présentant point de capsules mi-parties de cotés lisses et de cotés épineux. Elles ne diffèrent de celles du *D. Stramonium* qu'en ce qu'elles sont un peu moins grosses, et que leurs épines sont moins longues et moins fortes. Avec les six précédentes, elles représentent assez fidèlement l'hybride de première génération. Inutile d'ajouter qu'elles sont incomparablement plus voisines du *D. Stramonium* que du *D. laevis*.

4° Enfin sept individus que je dois considérer comme totalement et définitivement rentrés dans le *D. Stramonium* dont ils ont repris la taille (de 1 m. à 1 m. 10 cm.). Ils fructifient dans toutes les dichotomies, y compris la première, et leurs capsules sont très grosses et très épineuses.

À la deuxième génération, la tendance de l'hybride à se dissoudre est donc sensiblement plus prononcée qu'à la première.

Troisième génération. — Elle n'a été observée que sur des plantes issues de l'individu de deuxième génération qui, en 1869, était retourné au *D. laevis*. Il s'agissait de savoir si ce retour se maintiendrait sans altération. Je n'ai semé en 1851, qu'une faible partie des graines récoltées, et, faute d'assez de place, je n'ai pu conserver que six des plantes obtenues de ce semis. Toutes les six ont reproduit les caractères propres au *D. laevis*, mais ont témoigné encore par leurs allures d'un reste d'hybridité. Deux d'entre elles, les plus rapprochées du type pur de l'espèce, fructifient dans toutes les dichotomies, mais s'élèvent de 1 m. 30 cm. à 1 m. 40 cm.; les quatre autres atteignent presque à 2 m. et ne fructifient qu'au dessus des cinquièmes, sixièmes et septièmes dichotomies, mais leurs capsules sont entièrement celles du *D. laevis*, et abondamment pourvues de graines. Combien de temps ces anomalies de végétation pourraient-elles se conserver? C'est ce que j'ignore encore; mais tout me porte à croire qu'il suffirait d'un petit nombre de générations pour les faire disparaître.

Toutes ces expériences ayant eu lieu dans un terrain clos de murs, où aucun sujet du *D. laevis* n'était cultivé pendant les trois années qu'a duré cette expérience, le retour d'un certain nombre d'hybrides à cette espèce ne peut en aucune manière être attribué à leur croisement avec elle, et sa spontanéité ne peut pas être mise en doute. Quelques pieds de *D. Stramonium* existaient, il est vrai, dans cet enclos, mais des expériences répétées m'ont appris que son pollen ne passe que très-rarement et très-exceptionnellement d'une fleur sur une autre. Sur cent fleurs castrées avant toute déhiscence des anthères, et laissées à découvert au voisinage d'individus fleurissants de cette espèce, c'est tout au plus si une ou deux reçoivent quelques grains de pollen et nouent leur ovaire, et elles sont bien moins encore exposées à cet accident, lorsque n'ayant pas été castrées (et c'était le cas de nos hybrides), et l'anthèse ayant eu lieu le bouton fermé, le stigmate n'offre plus de prise à un pollen étranger; aussi n'hésite-je pas à regarder le retour d'un certain nombre des hybrides mentionnés au *D. Stramonium*, comme tout aussi spontané que celui des individus qui sont retournés au *D. laevis*.

No. 12. *Datura meteloïdo-Metel.*

Trois générations.

D. meteloïdes, (M.) Dunal.

Plante vivace, ayant le port et l'aspect du *D. Metel*. Corolles très grandes, dont le tube est long de 16 à 17 cm., de couleur bleu-violacé clair. — Capsules de la grosseur d'un œuf de pigeon, à peine plus courtes que celles du *D. Metel*. Feuillage un peu plus petit que dans ce dernier.

Du Mexique.

D. Metel, (F.) Linné.

Plante vivace, un peu plus forte que le *D. meteloïdes*. Corolle très grande, d'un blanc pur à l'intérieur, lavée de jaunâtre très pâle à l'extérieur, avant l'épanouissement complet; à tube long d'environ 10 cm. — Capsules presque sphériques, de la grosseur d'un œuf de poule, s'ouvrant irrégulièrement à la maturité. — De l'Amérique du Sud (?).

Voici deux plantes très voisines l'une de l'autre et que l'on ne distingue bien que lorsqu'elles sont en fleurs. Elles doivent néanmoins être tenues pour deux espèces distinctes si l'on admet, comme je crois qu'on doit le faire, que le retour de l'hybride aux types des ascendants est un signe de spéciété. Ces deux espèces sont l'une à l'autre comme le *D. Stramonium* est au *D. Tatula*, ou comme le *Petunia nyctaginiflora* est au *P. violacea*, ou encore comme sont entre eux divers *Nicotiana* dont il sera parlé plus loin.

Première génération. — Le 18 août 1858, deux fleurs de *D. Metel*, castrées dans le bouton, sont abondamment fécondées par le pollen du *D. meteloïdes*. La haute température de ce jour, et surtout l'affinité des deux espèces me donnent presque la certitude que le croisement sera suivi de succès.

Effectivement les deux ovaires nouent, mais ils ne forment en définitive que de très-petites capsules que j'évalue approximativement, l'une au $\frac{1}{7}$, l'autre au $\frac{1}{10}$ de la grosseur normale. Elles ne sont qu'à demi-mûres lorsque l'imminence des gelées m'oblige à les cueillir; cependant elles sont remplies de graines bien conformées, ce qui me permet d'en faire un nombreux semis l'année suivante, c'est-à-dire en 1859.

Presque toutes levèrent, mais le semis ayant été dévoré par des limaçons, je n'en pus conserver que trois plantes, qui devinrent fort belles, et me parurent même un peu plus fortes que les individus ordinaires de *D. Metel*. Quoique le *Metel* et *meteloïdes* aient presque le même faciès, il m'a paru que les trois plantes hybrides ressemblaient plus au premier qu'au second. Elles étaient d'ailleurs, ainsi qu'il arrive généralement aux hybrides de première génération, parfaitement semblables l'une à l'autre.

Ces trois plantes furent très fertiles. Elles fleurirent et fructifièrent dans toutes les dichotomies, et leurs fruits eurent le volume et les forts aiguillons de ceux du *D. Metel*. Ils contenaient autant de graines, et de graines bien développées que ces derniers.

Les signes de l'hybridité ne se manifestèrent bien nettement que dans la coloration de la fleur. Celle-ci fut en grande partie blanche, mais à l'extérieur elle était lavée d'un violet pâle, et à l'intérieur elle présentait, le long du bord, un liseré violacé de la largeur du doigt. Les trois plantes étaient donc bien réellement hybrides, tout en étant beaucoup plus voisines du *D. Metel* (l'espèce maternelle) que du *D. meteloïdes*.

Deuxième génération. — Des graines récoltées sur les trois plantes de 1859 furent semées au printemps de 1860. J'en obtins quarante-deux plantes, qui furent aussi fortes que celles de l'année précédente, et qui répétèrent toutes comme

elles, la physionomie du *D. Metel*. Elles fleurirent de même dans toutes les dichotomies, mais la grande uniformité de coloris des fleurs des trois premiers hybrides ne subsistait plus. De ces quarante-deux plantes, douze étaient entièrement rentrées dans le *D. Metel*, ayant comme lui les corolles tout à fait blanches à l'intérieur et lavées de jaune très-pâle à l'extérieur; vingt-huit étaient encore intermédiaires à divers degrés entre les deux types producteurs, sans se ressembler exactement entre elles; leurs corolles étaient teintées de violacé, mais cette teinte, au lieu de former, comme dans les trois premiers hybrides, un simple liseré au pourtour du limbe, s'étendait à une portion plus considérable de la fleur et descendait même parfois jusque dans le tube; enfin il y en avait deux dont les fleurs très-violacées, paraissaient avoir repris dans son intégrité le coloris du *D. meteloides*, peut-être même la nuance en était-elle plus foncée, mais le tube de la corolle était toujours beaucoup plus court que dans cette espèce; aussi, malgré cette intensité plus grande de coloration, ai-je encore trouvé à ces deux plantes plus de ressemblance avec le *D. Metel* qu'avec le *D. meteloides*. On prendra une idée de ces changements de coloration des fleurs en jetant les yeux sur les planches V et VI qui représentent des fleurs de l'hybride à la deuxième génération.

La riche floraison de 1860 devait me faire espérer une abondante fructification, mais l'été fut si froid et si pluvieux que, soit par défaut de maturité du pollen, soit pour tout autre raison, presque tous les ovaires avortèrent. Sur trois ou quatre plantes seulement, les unes à fleurs toutes blanches, les autres à fleurs violacées, quelques capsules arrivèrent à demi-grosseur et mûrirent très incomplètement leurs graines. Elles furent cependant recueillies dans l'espoir d'en voir sortir la troisième génération hybride.

C'est à dessein que je mentionne ce remarquable déficit dans la fructification de ces hybrides, déficit entièrement dû aux irrégularités météorologiques de l'année, afin de faire voir combien on peut être exposé à confondre les anomalies qui dépendent de l'hybridité avec celles qu'amènent les circonstances qui lui sont totalement étrangères. Voici d'ailleurs la preuve que cette stérilité était bien le fait du manque de chaleur et de l'excès des pluies. Les graines produites en grande abondance par les trois premiers hybrides de 1859, et qui étaient tombées à terre, ne germèrent pas toutes en 1860; un bon nombre s'étaient conservées dans le sol pendant plus d'une année, et il en naquit encore plusieurs centaines de plantes en 1861. J'en fis conserver 42, le même nombre qu'en 1860. Elles devinrent superbes, et, comme l'année 1861 eut un été et un automne secs et chauds, tous les ovaires nouèrent et mûrirent par centaines. Sur ces quarante-deux plantes de deuxième génération, il y en eut onze qui retournèrent complètement au *D. Metel*; quatorze qui, sans y rentrer entièrement, en approchaient d'assez près, n'ayant plus qu'une teinte violacée très affaiblie sur le contour du limbe; treize qui étaient à peu près à égale distance des deux espèces; et enfin quatre, dont les fleurs très violettes pouvaient être assimilées à celles du *D. meteloides*, mais avec le tube de la corolle toujours plus court que dans ce dernier, et un faciès général qu'il aurait été difficile de distinguer de celui du *D. Metel*.

Troisième génération. — Les graines récoltées, en 1860, sur les quelques plantes qui avaient fructifié provenaient, les uns d'individus à fleurs toutes blanches, les autres d'individus à fleurs violacées. J'en fis donc deux lots, qui furent semés en deux pots différents, et dans chacun desquels il ne naquit qu'une seule plante, ce qui prouve que la plupart des graines n'avaient pas mûri. Ces deux plantes, mises en pleine terre (1861), devinrent très-fortes et fleurirent avec la même abondance que celles de deux générations précédentes. Celle qui provenait d'un pied à fleurs blanches reproduisit intégralement, comme sa mère, le *D. Metel* pur; l'autre eut les fleurs fortement teintées de violet, peut-être à un plus haut degré que celles du *D. meteloides* de race pure; malgré cela, on ne pouvait pas la regarder comme

entièrement rentrée dans ce type, attendu qu'elle était plus trapue et plus forte, et que le tube de la corolle n'y était guère plus long qu'il ne l'est dans le *D. Metel*.

Toutes ces plantes ayant été parfaitement isolées, pendant les trois générations consécutives, de tout autre plante d'origine pure, soit du *D. Metel*, soit du *D. meteloides*, il est de toute certitude que les changements qui s'y sont produits d'une génération à l'autre ont été spontanés, et n'ont pas eu pour cause le croisement de l'hybride avec l'un quelconque de ses ascendants. On voit aussi, dans cette expérience, la prédominance marquée d'une des deux essences spécifiques sur la postérité hybride : ici, c'est la mère (*D. Metel*) qui l'emporte visiblement; nous avons vu qu'au contraire c'était le père dans les hybrides des *D. laevis* et *D. Stramonium*. Tous les grains de pollen de l'hybride étaient aussi bien conformées que ceux des deux espèces productrices. (Pl. 9.)

No. 17. *Nicotiana angustifolia-macrophylla*.

Deux générations.

N. angustifolia, Hort. par. (M.)

Plante de 1 m. 50 cm., à rameaux divariqués. Feuilles lancéolées, longuement pétiolées, à pétioles non ailés ni auriculés à la base. Fleurs plus petites et plus colorées que celles du *macrophylla*, à limbe divisé en cinq lobes aigus, étalés en forme d'étoile, d'un carmin assez vif.

N. macrophylla, Nob. (F.)

Plante communément haute de 2 m.; forte, robuste, rameuse du haut. Feuilles courtement pétiolées, très-largement ovales, à pétioles courts, largement ailés par décurrence du limbe, auriculés à leur insertion sur la tige par la dilatation du pétiole. Limbe de la corolle pentagonal, d'un lilas très pâle.

Synon. *N. auriculata*, du Muséum.

Les *N. macrophylla*, *Tabacum*, *hybrida*, *angustifolia* et *petiolata*, tous cultivés au Muséum, sont des formes très voisines les unes des autres, et tenues, par l'auteur de la Monographie des Solanacées (DC. Prod. XIII, 557), pour de simples races ou de simples variétés du *Tabacum*. Les deux qui font le sujet de cette expérience sont, de tout le groupe, les plus différentes l'une de l'autre, et elles sont très-constantes dans leurs caractères quand elles sont pures de tout croisement. Elles se conduisent, en un mot, comme de véritables espèces, et je ne crois pas qu'on doive leur refuser ce titre. J'ai déjà dit qu'il ne faut pas confondre le *N. angustifolia* du Muséum avec un autre du même nom, décrit par Ruiz et Pavon, et qui a été admis par M. Dunal (l. c.).

Première génération. — Le 18 août 1859, quatre fleurs de *N. macrophylla*, castrées dans le bouton, sont fécondées par le pollen du *N. angustifolia*. Les quatre ovaires nouent et donnent quatre capsules aussi grosses et aussi remplies de bonnes graines que si elles avaient été fécondées par le pollen de la plante qui les produit.

Une faible partie de ces graines, semées en avril 1860, me donne une multitude de plantes dont quatorze seulement sont conservées. Elles arrivent à une taille de 1 m. 50 cm. à 1 m. 80 cm. Elles sont toutes très semblables les unes aux autres, sauf de légères différences dans le pétiole qui, chez les unes, n'est ni ailé, ni auriculé, et, chez les autres, est bordé d'une aile étroite qui se termine à la base en une petite auricule. Elles sont exactement intermédiaires entre les espèces productrices par la forme du feuillage, qui est ovale, comme par les fleurs, dont le limbe est plus fortement coloré que celui du *N. macrophylla* et un peu moins que celui de l'*angustifolia*.

La floraison des quatorze plantes est luxuriante; pas un grain de pollen n'est avorté, pas une fleur ne reste stérile; tous les ovaires se convertissent en de grosses capsules, parfaitement remplies de bonnes graines; ces plantes se comportent, en un mot, comme si elles appartenait à l'espèce la plus légitime.

Deuxième génération. — Des graines récoltées sur ces hybrides me permettent d'en faire un nouveau semis en avril 1861. Des centaines de plantes lèvent, mais je n'en conserve que trente et une qui deviennent aussi florissantes et sont tout aussi fertiles que celles de la première génération, mais elles n'offrent plus l'uniformité d'aspect de ces dernières. Un changement très visible s'est opéré en elles. Sur ces trente et une plantes, il y en a cinq qui ont repris à très-peu près le port, le feuillage, les fleurs, en un mot, toute l'apparence du *N. macrophylla*, c'est-à-dire une taille de près de deux mètres, de larges feuilles courtement pétiolées et à pétioles largement ailés et auriculés, et des corolles dont le limbe est rotacé-pentagonal et d'un lilas assez pâle. Ces caractères sont cependant moins prononcés dans le type pur du *macrophylla*. Si on pouvait évaluer rigoureusement les degrés de ressemblance des formes hybrides avec les espèces productives, je dirais que ces cinq plantes sont rentrées, dans la proportion de $\frac{5}{6}$, dans le *N. macrophylla*.

Un seul pied sur les trente et un de ce lot, rentre presque complètement dans le *N. angustifolia*. Il en diffère si peu qu'on ne l'en distinguerait certainement pas si on ne connaissait son origine.

Les vingt-cinq pieds restants sont encore intermédiaires entre les types producteurs, mais ils se ressemblent moins entre eux que ne ressemblaient les hybrides de première génération. Sur quelques uns les feuilles supérieures deviennent sensiblement lancéolées, sur d'autres on voit apparaître les ailes pétiolaires et les auricules si caractéristiques du *N. macrophylla*. En somme, pourtant, ces vingt-cinq plantes sont plus voisines de l'hybride premier que de l'un ou l'autre des types spécifiques d'où ils proviennent. J'ai à peine besoin d'ajouter que les trente et un sujets sont tout aussi fertiles que ceux de la première génération.

No. 18. *Nicotiana macrophylla*-*angustifolia*.

Deux générations.

Voici l'hybride réciproque de celui qui précède. Le 18 août 1859 des fleurs de *N. angustifolia* sont fécondées par le pollen du *N. macrophylla*. Les deux ovaires donnent de belles capsules où pas un ovule n'a avorté. Les graines lèvent au semis de 1860; je n'en conserve que dix-huit individus, qui sont plantés dans un lot à part, mais tout à côté des quatorze pieds hybrides de *N. angustifolia*-*macrophylla*, dont il vient d'être question.

Ces dix-huit plantes fleurissent et fructifient comme le feraient des individus d'une espèce parfaitement légitime. Elles sont intermédiaires entre le *N. macrophylla* et *angustifolia*, au même degré que les quatorze sujets de l'hybride réciproque dont il a été parlé ci-dessus, et elles ressemblent si exactement à ces derniers qu'il n'y a aucun moyen de les en distinguer.

Deuxième génération. — En 1861, j'élève trente pieds de cet hybride, obtenus des graines de la génération précédente, et j'y observe les mêmes changements que dans la deuxième génération du précédent. Sur ce nombre, il y en a six qui sont si voisins du *N. macrophylla* qu'on à peine à les en distinguer; dix qui, par tout leur ensemble, se rapprochent notablement de l'*angustifolia*; et quatorze qui restent intermédiaires, mais se ressemblent cependant moins que les dix-huit plantes de la génération précédente.

Que faut-il conclure de ces deux observations? Les *N. macrophylla* et *angustifolia* doivent-ils être regardés, relativement l'un à l'autre, comme deux espèces distinctes ou seulement comme deux races ou même deux variétés de même espèce, et le résultat de leur croisement doit-il être qualifié hybride ou métis? Question épineuse autant qu'intéressante, et dont j'espère donner la solution dans la seconde partie de ce Mémoire.

No. 20. *Nicotiana texano-rustica*.

Deux générations.

N. texana, Hort. par. (M.)

Plante annuelle de 1 m. 20 cm. à 1 m. 40 cm. dressée, simple. Feuilles ovales ou ovales-allongées, velues, grisâtres, non bullées.

Fleurs tubuleuses, de moitié moins larges que celles du *N. rustica*, d'un jaune verdâtre sombre, où on distingue des tons violacés, plus foncés à l'extérieur. Capsules de la taille d'un gros pois.

N. rustica, Linn. (F.)

Plante annuelle, de 60 à 70 cm., quelquefois plus, dressée, simple. Feuilles largement ovales, obtuses au sommet, d'un vert foncé, ordinairement un peu bullées.

Fleurs courtement tubulées, un peu urcéolées, à limbe arrondi, d'un vert légèrement jaunâtre. Capsules de la grosseur d'une noisette ordinaire, ayant trois ou quatre fois le volume de celles du *N. texana*.

Les deux plantes qui vont faire le sujet de cette observation sont encore de ces espèces du dernier degré, que les nomenclateurs pourront réunir ou séparer arbitrairement, mais que je crois différentes, d'abord parce qu'on les distingue l'une de l'autre au premier coup d'œil, ensuite parce qu'elles sont très-constantes dans leurs formes, tant qu'elles n'ont pas été croisées l'une par l'autre. Elles me paraissent être dans les mêmes rapports mutuels que les *D. Stramonium* et *Tatula*, les *Petunia nyctaginiflora* et *violacea*, les *Nicotiana macrophylla* et *angustifolia*, etc.

Je ne garantis pas le nom de *texana*, sous lequel une des deux plantes nous est arrivée au Muséum; mais, ne la trouvant décrite nulle part, je ne crois pas pouvoir mieux faire que de le lui conserver.

En août 1858, cinq fleurs de *Nicotiana rustica*, castrées dans le bouton, sont fécondées par le pollen du *N. texana*. Les cinq ovaires grossissent comme s'ils avaient été fécondés par le pollen de leurs propres fleurs, et donnent des capsules de grosseur normale, où tous les ovules se sont développés en graines.

Ces graines, semées en 1859, lèvent par centaines; je n'en conserve que quatorze sujets, qui ont identiquement le même faciès. Ce sont des plantes énormes, si on les compare avec leurs deux parents; elles atteignent à 2 m. de hauteur, et quelques unes mêmes dépassent cette mesure. Leurs feuilles sont plus amples que celles du *N. rustica* ordinaire, dont elles ont la forme; elles sont un peu bullées comme elles, mais elles y ajoutent la villosité grisâtre du *N. texana*. Les fleurs sont tout à fait intermédiaires par la grandeur et le coloris entre celles des deux espèces parentes, et elles sont tout aussi fertiles qu'elles. Les deux formes alliées ici sont donc proches parentes l'une de l'autre, mais elles ne sont pas identiques spécifiquement, puisque leur hybride devient beaucoup plus grand qu'elles. C'est un phénomène analogue à celui que nous avons vu apparaître dans les croisements du *D. Stramonium* avec les espèces qui en sont voisines.

No. 21. *Nicotiana rustico-texana*.

Deux générations.

Cet hybride est le réciproque du précédent. En août 1858, cinq fleurs de *N. texana*, pareillement castrées dans le bouton, reçoivent du pollen de *N. rustica*. Les cinq ovaires nouent et donnent de belles capsules remplies de graines.

Le semis s'effectue en avril de l'année suivante; je n'en conserve que seize plantes, qui sont réunies en un lot au voisinage de celui de l'hybride précédent. Ces seize plantes s'élèvent de même à 2 m. ou plus, et sont si semblables aux quatorze pieds de *texano-rustica* que, sans les étiquettes, on confondrait les deux lots en un seul. Elles sont de même d'une fertilité qui ne laisse rien à désirer.

Les graines de ces deux hybrides ne furent pas récoltées, mais il en était tombé des milliers sur le sol, qui levèrent l'année suivante. On en laissa croître quelques unes qui reproduisirent à peu près les caractères des hybrides de première génération, et surtout la taille exagérée et la grandeur du feuillage. Je regrette que le manque de place ne m'ait pas permis de continuer cette observation, et surtout de multiplier le nombre des sujets, ce qui est toujours nécessaire pour se rendre bien compte des changements qui surviennent dans le cours des générations hybrides.

No. 22. *Nicotiana persico-Langsdorffii*.

Trois générations.

N. persica, Lindl. (M.)

Plante dressée, rameuse, haute de 60 cm. environ à feuilles lancéolées dont le limbe largement décurrent dissimule le pétiole et se prolonge même sur la tige. Fleurs grandes, très-blanches, à cinq lobes saillants, subaigus; à tube renflé au-dessous du limbe.

Pollen très blanc. Les corolles ont environ trois fois la largeur de celles du *N. Langsdorffii*.

N. Langsdorffii, Weinm. (F.)

Plante 1 m. ou plus, à rameaux grêles, divariqués. Feuilles ovales-lancéolées, à limbe décurrent jusque sur la tige. Fleurs tubuleuses, un peu longues, à limbe arrondi, sans lobes distincts, d'un beau vert. Tube renflé au dessous du limbe.

Pollen très bleu. Les fleurs n'ont guère, en largeur, que le $\frac{1}{3}$ de celles du *N. persica*.

Les deux plantes ici réunies, quoique très différentes au premier abord, ont des analogies visibles dans leur port, la forme de leurs feuilles, l'aspect général, et, jusqu'à un certain point, dans leurs fleurs longuement tubuleuses et pendantes. Ce qui fait encore mieux sentir leurs analogies, c'est l'existence d'une forme parfaitement intermédiaire entre les deux (le *N. commutata* Fisch.), dont je parlerai plus loin. Autant que j'en puis juger par les descriptions, le *N. persica*, dont on voit une assez bonne figure dans le Botanical Register, pl. 1592, paraît identique avec le *N. alata* de Dunal; n'en étant cependant pas sûr, je lui conserve ici le nom qu'il porte au Muséum.

Le *N. commutata* (du moins je suppose que c'est bien celui qui a décrit sous ce nom) passait au Muséum pour un hybride, et sa ressemblance avec les *N. persica* et *Langsdorffii* me donnait à penser que, s'il était véritablement hybride, ce ne pourrait être que de ces deux espèces. Le croisement de ces dernières a été principalement entrepris pour m'en assurer.

Le 20 août 1855, cinq fleurs de *N. Langsdorffii*, castrées depuis deux jours dans le bouton, ont leurs stigmates couverts de pollen de *N. persica*. Les cinq ovaires grossissent et deviennent de très belles capsules dont toutes les graines sont développées. Le semis de ces graines, en 1858, me donne cent dix-huit plantes, qui présentent l'aspect le plus uniforme. Elles s'élèvent de 1 m. 30 cm. à 1 m. 60 cm. Par leur ramification divariquée, elles rappellent plus le *N. Langsdorffii* que le *N. persica*; mais, par leurs fleurs de grandeur moyenne, d'un blanc verdâtre, à lobes saillants et arrondis, et enfin par leur pollen gris bleuâtre, elles paraissent exactement intermédiaires entre les deux espèces. Ces fleurs sont toutes très fertiles, et produisent des capsules aussi développées et aussi remplies de graines que si elles appartenaient à une espèce légitime. Ces cent dix-huit plantes diffèrent très-sensiblement du *N. commutata*; elles sont beaucoup plus grandes et d'un vert plus foncé. Leurs fleurs sont plus grandes aussi et d'une teinte verdâtre plus prononcée. J'en conclus que le *N. commutata* n'est pas l'hybride *persico-Langsdorffii*, au moins de première génération. Nous allons voir qu'il n'est pas davantage l'hybride réciproque *Langsdorffio-persica*.

No. 23. *Nicotiana Langsdorffio-persica*.

Trois générations.

Le même jour (20 août 1855), sept fleurs de *N. persica*, castrées d'avance, sont fécondées par le pollen du *N. Langsdorffii*. Six de ces fleurs tombent, sans qu'il y ait eu accroissement de l'ovaire; la septième persiste, et donne en fin de compte une capsule que me paraît être de moitié grosseur. Récoltée mûre le 20 septembre, elle se trouve remplie de bonnes graines, qui sont semées en avril de l'année suivante.

J'en obtiens cinquante quatre plantes, qui sont repiquées dans une plate-bande, à côté du lot de l'hybride précédent. Une d'elles reproduit à peu près identiquement le *N. persica* (peut-être provenait-elle d'une graine égarée de cette espèce); les cinquante-trois autres sont des hybrides de haute taille, intermédiaires entre les deux espèces parentes par leur port, la grandeur et le coloris de leurs fleurs et leur pollen bleuâtre. Toutes ces plantes sont d'une fertilité parfaite, et elles ressemblent si exactement aux cent dix-huit individus de l'hybride inverse (*N. persico-Langsdorffii*) que, sans les étiquettes, les deux lots seraient pris l'un pour l'autre. Le *N. commutata* n'est donc pas non plus l'hybride *Langsdorffio-persica* de première génération.

Les expériences que je faisais à cette époque étaient si multipliées (c'était aussi le temps où j'étudiais pratiquement les innombrables variétés de Courges), que le terrain m'a quelquefois manqué pour leur donner toute la suite désirable. J'avais d'ailleurs reconnu, au moins en grande partie, ce que je tenais à savoir au sujet du *N. commutata* que je considérai dès lors comme une bonne espèce et non comme un hybride. Il en résulta que je perdis un moment de vue les croisements des *N. persica* et *Langsdorffii*; mais les deux lots de leurs hybrides avaient produit une immense quantité de graines qui étaient tombées à terre, et comme les graines de *Nicotiana* ne germent jamais toutes la première année, probablement à cause de leur inégal enfouissement dans le sol, et qu'elles peuvent s'y conserver fort longtemps, j'ai vu tous ans reparaître, sur le terrain primitivement occupé par les hybrides, et livré alors à d'autres cultures, de nombreux descendants de ces hybrides, toujours très reconnaissables à leur faciès intermédiaire, et surtout à la coloration plus ou moins bleue de leur pollen, dont les nuances indiquaient, peut-être mieux que tout autre caractère, leurs degrés de rapprochement ou d'éloignement des espèces productrices. Sans donner à ces hybrides de seconde et de troisième génération, toute l'attention qu'ils méritaient, j'ai cependant remarqué que leurs formes devenaient de plus en

plus divergentes, les unes se rapprochant du *N. persica*, les autres tendant visiblement au *N. Langsdorffii*.

Enfin, en 1860, j'ai voulu donner plus de consistance à cette observation; les plantes nées spontanément sur l'ancien terrain n'ayant pas eu le temps de mûrir des graines dans l'année, par suite de l'excès des pluies et du manque de chaleur, j'ai fait mettre en pots, pour les remiser dans une serre, six de ces plantes hybrides, qui étaient pour le moins de seconde génération, et peut-être de troisième ou de quatrième. Elles ont abondamment fleuri au printemps de 1861. Cinq d'entre elles étaient fort rapprochées du *N. persica*; la sixième était, au contraire, la plus voisine du *Langsdorffii*. Ses graines ayant mûri d'assez bonne heure pour qu'on pût espérer en obtenir la génération suivante, et ayant même levé spontanément en assez grand nombre dans le pot où la plante était cultivée, je plantai, dans une plate-bande, une vingtaine de ces jeunes sujets. Tous fleurirent en septembre, et ils furent aussi semblables les uns aux autres que s'ils eussent été de première génération. Ce n'était pas encore le *N. Langsdorffii* pur, mais ils en approchaient de si près qu'il fallait une certaine attention pour les en distinguer. La corolle était un peu plus grande et un peu moins verte que dans cette espèce, et le pollen un peu moins bleu. Il est presque inutile d'ajouter que toutes ces plantes furent d'une grande fécondité. Cette expérience sera continuée¹⁾. Tout incomplète qu'elle est, elle me semble démontrer suffisamment que les hybrides des *N. persica* et *Langsdorffii* ne s'immobilisent pas plus que les autres dans une forme arrêtée et faisant souche d'espèce, et que le *N. commutata*, si constant, si semblable à lui-même dans toutes les générations, est une espèce aussi légitime que les *N. persica* et *Langsdorffii* eux mêmes.

No. 31. *Petunia violaceo-nyctaginiflora*.

Une génération.

P. violacea. (M.)

Plante vivace. Fleurs du pourpre violet le plus vif; corolle plus petite que dans le *P. nyctaginiflora*, à tube évasé, un peu campanuliforme. Pollen bleu violacé. Stigmate de moitié plus petit que dans l'autre espèce.

P. nyctaginiflora. (F.)

Plante vivace. Fleurs blanches, hypocratérides, à tube grêle, allongé, à peine renflé sous le limbe. Gorge de la corolle lavée de jaune très-pâle, avec une réticulation brune. Stigmate deux fois plus gros que dans le *P. violacea*. Pollen blanc jaunâtre. Le port des deux plantes est identique.

Les deux *Pétunias* si abondamment cultivés dans nos parterres, sont deux espèces très-voisines et néanmoins très-faciles à distinguer. Ils se croisent sans difficulté l'un avec l'autre, mais sont très-constants dans leurs caractères lorsqu'ils sont purs de tout alliage.

Le 12 juillet 1854, deux fleurs de *Petunia nyctaginiflora*, castrées la veille dans le bouton, sont fécondées par le pollen du *P. violacea*. Les deux ovaires nouent et donnent des capsules de grosseur normale dont toutes les graines sont bien conformées. Ces graines sont semées le 17 avril 1855. Toutes ou presque toutes lèvent, mais, faute de place, on ne conserve que vingt-cinq plantes de ce semis. Au moment de la floraison, ces dernières présentent l'aspect le plus uniforme, toutes ont les fleurs

¹⁾ Elle l'a été en effet. Des graines récoltées sur cet hybride, et semées en 1863, ont donné une cinquantaine de plantes presque toutes entièrement revenues aux formes bien connues du *N. Langsdorffii*.

colorées et variant du lilas au carmin pourpre, moins intense cependant que dans le *P. violacea* pur. Pour la forme et la grandeur, les corolles sont manifestement intermédiaires entre celles des deux espèces, et sur sept ou huit plantes, on retrouve le pollen jaunâtre du *P. nyctaginiflora*; dans toutes les autres, il est gris ou gris bleu. Tous ces individus, sans exception, sont aussi fertiles que les espèces qui leur ont donné naissance. A en juger par l'apparence, on trouve que l'influence du *P. violacea* est plus marquée, sur ces hybrides, que celle du *P. nyctaginiflora*.

Le 29 juillet 1854, une autre opération toute semblable eut lieu. Deux fleurs de *P. nyctaginiflora* furent encore castrées dans le bouton et fécondées par le *P. violacea*. Il en résulta deux fruits de grosseur normale, pareillement remplis de bonnes graines. Le semis qui en fut fait le 17 avril 1855 donna une multitude de plantes, dont on ne put conserver qu'une douzaine, faute d'assez de place pour les transplanter toutes. A l'époque de la floraison, onze de ces plantes ont les fleurs lilas pourpre, avec des variations d'intensité, sans arriver cependant à la nuance du *P. violacea* pur. Pour les dimensions et la forme, elles tiennent le milieu entre les deux types spécifiques et ont toutes le pollen bleu ou gris bleu. Le douzième pied seul a les fleurs blanches, lavées de violet, et le pollen bleuâtre. Ici encore on ne peut méconnaître que c'est le *P. violacea* qui a pesé le plus fortement sur le produit hybride. Remarquons que c'est lui qui a joué le rôle de père dans le croisement.

No. 32. Retour des hybrides de Pétunias aux types spécifiques.

En 1854 j'avais découvert, dans les semis de Pétunias qui se font tous les ans au Muséum, une variété que j'avais tout lieu de supposer hybride des deux espèces. Elle était très-florifère et très-fertile, comme le sont d'ailleurs tous les hybrides nés de leur croisement. Ses fleurs, tout à fait semblables pour la forme et la grandeur à celles du *P. violacea*, étaient d'un blanc légèrement rosé, avec la gorge violacée et le pollen gris bleu. Cette variété que je désignerai sous le nom d'*Albo-rosea*, puisque l'origine m'en est inconnue et que j'ignore laquelle des deux espèces productrices a fourni le pollen, m'a servi à faire divers croisements dont je parlerai tout à l'heure; mais pour être sûr des résultats, il fallait reconnaître d'abord si elle était véritablement hybride, et le semis des graines était le seul moyen qui pût y conduire. Ces graines furent donc récoltées et semées en avril de l'année suivante (1855); quarante-sept pieds furent jugés un nombre suffisant pour faire cette constatation.

Au moment de la floraison, la petite plate-bande qui contient ces quarante-sept plantes présente l'aspect le plus bigarré. Pour la forme, toutes les fleurs rappellent celles du *P. violacea*, mais quelques-unes, surtout les moins colorées, approchent, pour la grandeur, de celles du *P. nyctaginiflora*. Sauf une seule où le pollen est blanc grisâtre, toutes l'ont gris bleu ou violacé. Pour le coloris, elles se partagent dans les catégories suivantes.

Dix pieds à fleurs d'un pourpre foncé, qu'on ne peut plus distinguer du *P. violacea* type.

Douze pieds à fleurs lilas ou pourpre clair, généralement plus grandes que celles du *P. violacea* pur, et déjà assez voisines, mais sous ce rapport seulement, du *P. nyctaginiflora*.

Quatre pieds à fleurs lilas très-pâle, beaucoup plus grandes que celles du *P. violacea*, et au moins égales, sinon supérieures en cela, à celles du *P. nyctaginiflora*.

Dix-neuf pieds à fleurs blanches ou très-faiblement rosées, à gorge violacée, à pollen gris-bleu ou même bleu violacé. Le tube de la corolle est toujours évasé et relativement court comme dans le *P. violacea*.

Un pied à fleurs toutes blanches, à pollen blanc grisâtre, mais pas encore jaunâtre, sensiblement plus voisines de celles du *P. nyctaginiflora* que de celles du *P. violacea*.

Enfin un seul pied à fleurs comparativement petites, carnées, répétant presque identiquement la variété hybride *Albo-rosea* qui, en 1854, a fourni les graines de ce semis.

Ce premier essai, quoique déjà significatif, ne m'a pas paru suffisant pour conclure d'une manière absolue la nature hybride de cet *Albo-rosea*, aussi pensai-je devoir en observer encore une génération. Je choisis donc, pour en récolter les graines, les trois plantes du semis ci-dessus indiqué qui reproduisaient le mieux la physionomie de la variété *Albo-rosea*. Ces graines furent semées en avril 1856; cent seize plantes qui en naquirent présentèrent, lors de la floraison, l'aspect le plus varié. Par un relevé aussi exact que possible, je les classai de la manière suivante:

Douze individus qui répètent assez bien la variété *Albo-rosea* de 1854 et 1855, sans toutefois lui ressembler exactement. Ce sont, à peu de chose près, les mêmes tons carnés ou lilas clair, comme aussi la même forme évasée de la corolle et la même teinte bleuâtre ou violacée du pollen.

Vingt-six individus à fleurs blanches, dont le tube de la corolle est étroit et le pollen jaunâtre. Plusieurs d'entre-eux ne peuvent plus être distingués du *P. nyctaginiflora*, et les autres en diffèrent à peine.

Vingt-huit à corolle pourpre vif, campanulée, à pollen gris ou bleu violacé, qu'on ne peut plus ou presque plus distinguer du *P. violacea* pur.

Enfin cinquante autres individus qui ne rentrent bien dans aucune des trois catégories précédentes, et qui, par la forme et la grandeur des corolles, aussi bien que par leur coloris qui varie du blanc-rosé au lilas ou pourpre clair et par la teinte grisâtre du pollen, semblent intermédiaires entre les deux types spécifiques, les uns étant plus voisins du *P. violacea*, les autres s'approchant davantage du *P. nyctaginiflora*.

En présence de ce résultat, il me parut clairement démontré que la variété de *Petunia* que je désignais sous le nom d'*Albo-rosea* était bien un hybride, mais de quelle génération, c'est ce que je ne saurais dire. Ce qui est visible c'est sa décomposition en variétés nouvelles qui s'acheminent vers les deux types producteurs; et dont un certain nombre y rentre complètement à chaque génération. Il est possible qu'en choisissant toujours comme porte-graines des plantes bien intermédiaires entre les deux espèces, l'expérience puisse se répéter indéfiniment, mais ce qui me paraît indubitable c'est qu'à toutes les générations on verra se produire le phénomène de divergence que je viens de signaler, et que certains individus s'achemineront vers l'une des deux espèces productrices, certains autres vers l'autre espèce, ou même tous vers la même, si elle exerce une influence très-prédominante dans le croisement. J'en citerai plus loin d'autres exemples et j'exposerai la cause à laquelle j'attribue presque en toute certitude ce fait de retour aux types producteurs.

On alléguera peut-être, pour infirmer la valeur de ces deux dernières expériences, que les plantes sur lesquelles j'opérais, étant cultivées dans un jardin où un grand nombre d'autres individus des deux espèces fleurissaient en même temps, ont pu en recevoir du pollen, ce qui aurait ramené leur descendance aux types de ces espèces. Il n'est sans doute pas impossible que les plantes porte-graines aient reçu quelques grains de pollen étranger, mais c'est peu probable, attendu qu'ici les fleurs n'étaient pas castrées, et que le pollen de la fleur même qui couvrait le stigmate dès avant l'ouverture de la corolle est un obstacle suffisant à l'accès d'un pollen étranger. Des expériences plusieurs fois répétées m'ont du reste appris à quel degré ces échanges de pollen se font, dans le genre qui nous occupe, lorsqu'un grand nombre de plantes sont réunies dans une même plate-bande où elles s'entremêlent et fleurissent toutes à la fois. J'ai reconnu que, lorsque les fleurs de *Pétunias* sont castrées, il y a une chance sur quatre pour qu'elles reçoivent du pollen des fleurs voisines, mais, lorsqu'elles en reçoivent, c'est en quantité tellement faible que la plupart du temps les fruits qui en résultent n'arrivent pas à la moitié de la grosseur normale. Il en est tout

autrement quand les fleurs ne sont pas castrées, et cela est si vrai que, dans tous les parterres où les deux espèces de Pétunias sont entreplantées pour l'agrément du coup d'œil, les graines récoltées reproduisent identiquement les deux espèces. et que c'est à peine si, sur cent plantes obtenues de semis, il s'en trouve une seule qui soit hybride. La bigarrure des lots de plantes hybrides de deuxième et de troisième génération (peut-être même de quatrième ou de cinquième) que j'ai obtenus du semis des graines de la variété *Albo-rosea*, tenait donc bien certainement à ce que la plante était hybride, et à ce que les deux essences spécifiques qu'elle renfermait tendaient, là comme ailleurs, à se séparer.

J'ai fait beaucoup d'autres croisements entre l'hybride *Albo-rosea* et les types spécifiques purs des deux espèces, de même qu'avec d'autres variétés hybrides. Pour abrégér le récit, je supprimerai l'exposé de ces expériences dont les résultats ont toujours été identiques à ceux que je viens de rapporter. De quelque manière que les croisements aient été modifiés, j'ai toujours vu les hybrides des deux Pétunias se séparer les uns des autres à la deuxième génération, et le *P. violacea* appeler à lui le plus grand nombre des descendants de l'hybride.

No. 35. *Linaria purpureo-vulgaris*.

Planche V. Cinq générations.

Linaria purpurea. (M.)

Plante de 1 m. ou plus, rameuse, à rameaux divariqués. Vivace.

Fleurs pourpre violet, quatre ou cinq fois plus petites que celles du *L. vulgaris*.

Linaria vulgaris. (F.)

Plante de 50 cm. en moyenne, à tiges simples ou ramifiées seulement au voisinage de l'inflorescence. Vivace.

Fleurs jaunes, à palais orangé, quatre ou cinq fois plus longues que celles du *L. purpurea*.

L'hybride remarquable dont j'ai maintenant à parler a déjà fourni cinq générations consécutives, et sa fertilité est loin d'être épuisée. Autant qu'aucun de ceux qui précèdent, il nous fournira des arguments pour établir ce que je regarde comme démontré, le retour spontané des hybrides fertiles aux types spécifiques qui les ont produits.

Le 21 août 1854, six fleurs de la Linaire commune (*Linaria vulgaris*), castrées dans le bouton, eurent leurs stigmates couverts de pollen de la Linaire à fleurs pourpres (*L. purpurea*). Ces fleurs, qui ne furent point isolées, reçurent indubitablement quelques grains de pollen de leur espèce, ainsi que nous en aurons la preuve tout à l'heure. Deux d'entre elles périrent sans accroissement de leurs ovaires; les quatre autres formèrent des capsules à peu près de grosseur normale, dont les graines semées, les unes en novembre de la même année, les autres en avril de l'année suivante (1855), me donnèrent trente plantes qui furent repiquées dans la même plate-bande et fleurirent toutes au mois d'août. Sur ce nombre, il y en eut vingt-sept qui reproduisirent purement et simplement la Linaire à fleurs jaunes, et trois dont l'hybridité évidente se trahissait par une taille plus élevée, une tige ramifiée, et surtout par des fleurs de moitié plus petites (pl. V, fig. A) que celles de la Linaire commune et bariolées extérieurement, ainsi que sur la lèvre supérieure, de violet. Autant que j'en pus juger à la vue, les trois plantes hybrides étaient exactement intermédiaires entre les deux espèces parentes et très-semblables entre elles, malgré quelques différences insignifiantes dans le ton du coloris des fleurs. Elles furent peu fertiles, mais néanmoins elles donnèrent quelques capsules mûres et contenant

des graines embryonnées qui furent semées l'année suivante. Sans que j'en sache a raison, ces graines ne levèrent pas.

Les trois sujets hybrides furent naturellement plus vigoureux et plus florifères la seconde année (1856) que la première; ils se montrèrent aussi beaucoup plus fertiles, et à la fin de l'été ils donnèrent une ample récolte de graines, qui, ayant été oubliées une année entière dans l'appartement où on les conservait, ne furent semées qu'au printemps de 1858. Les semis, cette fois, eut un plein succès; les jeunes plantes levèrent en si grand nombre, que je pus en faire repiquer environ quatre cents dans une longue plate-bande qui leur fut exclusivement consacrée. Toutes ces plantes entrèrent en fleur sur la fin de l'été.

La plate-bande fleurie offre de coup d'œil le plus bigarré; mais ce qui frappe tout d'abord, c'est la prédominance très-notable des teintes et des formes de la Linaire commune. Un dénombrement, sinon exact, du moins très-approximatif de ces plantes me les fait classer de la manière suivante:

Trente-six pieds à fleurs grandes, entièrement jaunes, sans trace de la teinte violacée de l'hybride, longuement éperonnées, à palais jaune orangé, qu'on ne peut plus distinguer de celles du *L. vulgaris*, dont ces trente-six plantes ont entièrement repris le port et fécondité.

Quarante-quatre pieds qui reproduisent assez bien les trois premiers hybrides de 1855 et 1856, sans cependant leur ressembler exactement, et sans être non plus identiques entre eux. Ils diffèrent en effet quelque peu les uns des autres par la grandeur relative des fleurs, le ton des deux couleurs (le jaune et le violet) qui se les partagent etc., mais, en somme, on peut les considérer comme intermédiaires entre les deux types producteurs, au même degré que l'hybride de première génération. On s'en fera du reste une idée en jetant les yeux sur les figures 3, 4, 5, 6, de la série B (planche V). Les uns sont stériles ou presque stériles, les autres nouent presque tous leurs ovaires, qui se convertissent en capsules de diverses grosseurs, et qui ne varient pas moins par le nombre des graines qu'elles contiennent.

Vingt-deux pieds qui sont manifestement plus voisins du *L. purpurea* que ne l'étaient les trois hybrides de première génération; ils s'en rapprochent par leurs fleurs plus petites, leurs éperons proportionnellement plus courts, et surtout par leurs coloris qui contient plus de violet et moins de jaune que celui de ces hybrides. L'aptitude à fructifier est aussi très-variable dans ces vingt-deux individus. On voit la figure de l'un d'eux dans la série B, No. 6 (même planche).

Un pied unique qui, à en juger par l'extérieur, est totalement rentré dans le type du *L. purpurea*. C'est le même port élané de cette espèce, la même petitesse des corolles, et surtout la même teinte de pourpre violet, sans aucun reste de couleur jaune. Cet individu est assez fertile et produit beaucoup de graines qui sont recueillies pour continuer l'expérience (Pl. V, série B, fig. 1).

Enfin, environ trois cents pieds qui, par tout l'ensemble de leurs caractères, se classent entre les premiers hybrides et la Linaire commune, dont un grand nombre s'approchent de très près, sans y rentrer complètement. On s'en fera une idée en jetant les yeux sur la figure 2 de la même série. Sur ces trois cents individus, on n'en aurait peut-être pas trouvé deux qui se ressemblaient exactement. Quelques-uns avaient la fleur presque entièrement décolorée; chez d'autres, elle prenait une teinte briquetée ou rosée presque uniforme; dans le plus grand nombre, au jaune, qui dominait toujours, se joignaient, principalement à la lèvre supérieure, des stries violettes plus ou moins prononcées, mais en général plus pâles que dans les hybrides premiers. Les mêmes diversités s'y font voir quant à la faculté de produire des graines: les individus à fleurs décolorées sont généralement stériles ou presque stériles; les autres fructifient à divers degrés et d'autant plus abondamment qu'ils s'approchent davantage de la Linaire à fleurs jaunes. En somme, cette nombreuse catégorie d'hybrides tendait manifestement à rentrer dans cette dernière espèce, et

il n'aurait certainement fallu qu'un petit nombre de générations pour l'y ramener entièrement.

A quoi faut-il attribuer la notable prédominance des formes et des couleurs de la Linaire commune dans cette nombreuse collection d'hybrides de deuxième génération? Peut-être, comme je l'ai supposé à l'époque où je faisais l'expérience, à ce que quelques fleurs des trois premiers hybrides ont reçu du pollen de la Linaire commune, dont vingt-sept pieds, issus du même semis qu'eux, croissaient tout à côté. Cet emprunt de pollen à l'espèce type est sans doute probable, mais après avoir vu, dans plusieurs autres cas d'hybridité, des phénomènes tout semblables auxquels on ne pouvait pas assigner cette cause, je suis disposé à croire aujourd'hui que ce grand nombre d'hybrides qui s'acheminaient vers le *L. vulgaris* cédaient surtout à la prépondérance de cette espèce dans le croisement. L'espèce à fleurs pourpres serait ici, vis-à-vis de l'espèce à fleurs jaunes, comme le *Petunia nyctaginiflora* l'est vis-à-vis du *P. violacea*. Les hybrides des *Datura laevis* et *Stramonium* nous ont montré le même fait plus sensible encore. Notons cependant que cette prépondérance du *L. vulgaris* sur le *L. purpurea* n'ôte pas à ce dernier toute son influence, puisque vingt-deux individus se rapprochent visiblement de lui, et qu'il s'en trouve même un qui lui revient en totalité, au moins en apparence, et ce retour au *L. purpurea* ne peut pas être attribué au croisement de l'hybride premier avec lui, puisqu'il n'existait aucun individu de cette espèce dans l'enclos où se faisait l'expérience.

Un point sur lequel j'appelle encore l'attention du lecteur est celui-ci : les couleurs jaune et pourpre, lorsqu'elles se fondent l'une dans l'autre, donnent lieu à une teinte orangée obscure, qu'on désigne communément sous le nom de mordorée; c'est à peu près celle des fleurs de la Capucine commune; c'était celle du *Primula officinali-grandiflora* de première génération. Les couleurs des deux Linaires, l'une jaune, l'autre pourpre, auraient donc dû, en se fusionnant dans les fleurs de l'hybride, produire cette teinte mordorée; or, il n'en a rien été; ni les trois hybrides de première génération, ni les quatre cents de la seconde, ni les centaines des trois générations qui ont suivi, n'ont rien présenté de semblable. Les couleurs des fleurs y ont été souvent affaiblies, mais jamais elles ne se sont fondues en une teinte mixte uniforme; elles sont toujours restées distinctes sur des compartiments séparés de la fleur. Voilà donc encore un cas d'hybridité disjointe, moins frappant au premier abord que celui du *Datura stramonio-laevis* ou de l'Orange bizarrerie, mais non moins certain et non moins important par ses conséquences.

Troisième génération. Je l'ai obtenue du semis des graines de trente-quatre plantes de deuxième génération, choisies, dans la vaste collection dont je viens de parler, parmi celles qui présentaient les états les plus remarquables. Les graines de ces trente-quatre individus ont été semées en 1859, dans autant de pots différents, et lorsqu'elles eurent levé, je les fis mettre en pleine terre dans un pareil nombre de lots. Leur nombre total, à l'époque de la floraison, est de sept cent cinq.

Aucun de ces trente-quatre lots n'est homogène, sauf ceux qui proviennent de plantes entièrement rentrées dans le *L. vulgaris* (à fleurs jaunes). Tous les autres sont bigarrés comme l'était la planche occupée par la génération précédente, mais dans plusieurs d'entre eux il y a des couleurs et des formes dominantes, qui sont visiblement en rapport avec l'état de la plante de deuxième génération qui en a fourni les graines. Le résultat de l'expérience devient ici si compliqué qu'il ne m'est plus possible de faire le détail de chaque lot en particulier; pour abrégér, je me bornerai à décrire sommairement les cinq suivants:

1^o Un lot de quatre-vingts plantes issues du pied unique qui paraissait totalement retourné au *L. purpurea*. Sur ce nombre, il y en a une qui ne diffère absolument pas du *L. vulgaris*, peut-être provient-elle d'une graine de cette espèce égarée dans le semis; — quatorze qui reproduisent à peu près identiquement la plante mère, c'est-à-dire le type du *L. purpurea*, avec son port élané et ramifié et

ses petites fleurs pourpres. Les seules différences qu'on observe entre ces quatorze plantes consistent dans la nuance un peu plus claire ou un peu plus foncée du coloris : — dix à fleurs décolorées, blanches ou jaune très-pâle, à peine plus grandes que celles du *L. purpurea*; — trois qui sont intermédiaires entre les deux espèces productrices, et peuvent être assimilées à l'hybride premier; — cinquante-deux qui sont encore intermédiaires entre les deux espèces, mais sont néanmoins plus voisines du *L. purpurea* que ne l'était l'hybride premier. Ce résultat semble attester qu'il y a eu des entre-croisements entre les hybrides de deuxième génération; mais je crois qu'on en peut conclure aussi que la plante mère de ce lot, quoique ayant extérieurement tous les traits du *L. purpurea*, conservait encore quelque chose du *L. vulgaris* et par conséquent qu'elle était encore hybridé.

2^o Un lot de trente-cinq plantes provenues d'un hybride de deuxième génération qui était intermédiaire entre les deux espèces, et qu'on pouvait regarder comme équivalent de l'hybride premier. Sur ces trente-cinq plantes, il y en a trois qui retournent au *L. purpurea*, par tous leurs caractères, avec cette variante que deux d'entre elles sont un peu moins fortement colorées, mais la troisième a les fleurs du pourpre le plus vif; — une qui est entièrement et absolument rentrée dans le *L. vulgaris*; — sept qui sont très voisines du *L. vulgaris*, mais ne sont pas encore tout à fait identiques avec lui; — enfin, vingt-quatre sont encore intermédiaires entre les deux espèces, mais sans se ressembler les unes aux autres. Quelques-unes rappellent de près l'hybride premier, les autres tendent d'une manière plus ou moins marquée vers le deux types spécifiques, mais surtout vers celui du *L. vulgaris*.

3^o Un lot de onze plantes issues d'un individu de deuxième génération à fleurs aussi petites que celles du *L. purpurea*, de couleur lilas violacé, mais ayant le palais jaune. De ces onze plantes, trois ont les fleurs petites comme la plante mère, purpurines, sans trace de couleur jaune, ne différant de celles du *L. purpurea* qu'en ce que leur nuance est moins vive; — un à fleurs toutes jaunes, semblables à celles du *L. vulgaris*, mais de moitié plus petites; — deux à fleurs petites comme celles du *L. purpurea*, mais blanches et bariolées de violet; — et cinq qui sont encore intermédiaires entre les deux types spécifiques, sans se ressembler, et inclinent les unes vers le *L. purpurea*, les autres vers le *L. vulgaris*.

4^o Un lot de cinquante plantes provenues d'un échantillon de deuxième génération qui paraissait entièrement retourné au type du *L. vulgaris*, par la grandeur de ses fleurs, son port, sa fertilité etc., et qui même semblait exagérer ce type par la vivacité de son coloris. Le semis de ces graines fait voir clairement que, malgré ses apparences, cet échantillon n'était pas entièrement pur. Les cinquante plantes issues de ces graines, quoique ayant toutes leurs fleurs jaunes, ne présentent pas dans leur ensemble l'uniformité qu'on observait dans un semis d'espèce parfaitement légitime; ces fleurs varient de grandeur et de nuance d'individu à individu; il y en a de faiblement et de fortement colorées; j'en compte même cinq dont la lèvre supérieure est légèrement striée de violet pâle, ce qui n'existait pas sur la plante mère. La plupart de ces plantes cependant peuvent être considérées comme identiques avec le *L. vulgaris*, ce qui peut leur rester d'hybridité n'étant pas saisissable à l'œil. Toutes sont d'ailleurs aussi fécondes que l'espèce à laquelle elles font retour.

5^o Un lot de cinquante pieds, dont les graines ont été prises sur un échantillon à fleurs plus grandes que celles de l'hybride premier, d'un jaune très pâle et faiblement striées de violacé, plus voisin en un mot du *L. vulgaris* que ne l'était l'hybride premier. Sa postérité se décompose ainsi: dix plantes qui répètent à peu près le premier hybride; — cinq qui rentrent entièrement dans le *L. vulgaris*; — trente cinq qui approchent de ce dernier, à divers degrés, mais sans y rentrer, et présentent toutes sortes de variantes dans la grandeur de leurs fleurs, leurs coloris, etc. Tous aussi sont fertiles à divers degrés.

Je ne pousserai pas plus loin cet examen, d'autant plus que nous ne trouverions, dans les autres lots, que des résultats analogues. Ces résultats peuvent se résumer en quelques mots: retour plus ou moins complet d'un certain nombre d'individus aux types spécifiques, et perpétuation sur d'autres individus, des caractères propres à l'hybride premier. Il est inutile d'ajouter que ces résultats se modifient suivant le point de départ, c'est-à-dire que, suivant que la plante porte-graines est plus ou moins rapprochée de l'un des deux types, sa postérité incline dans la même proportion vers ce type.

Quatrième génération. J'ai procédé pour la quatrième génération, comme je l'avais fait pour la troisième, en choisissant pour porte-graines toutes les formes remarquables de cette dernière, mais avec cette différence que les graines récoltées ont été mélangées par catégories, suivant les formes et les couleurs des plantes porte-graines, et cela afin de simplifier l'expérience. J'en ai fait six lots, ne contenant à eux tous que cent vingt-deux plantes. Ces six lots m'ont présenté tous les phénomènes de divergence déjà observés dans les générations précédentes, et, là aussi, j'ai vu assez fréquemment sortir d'une plante, presque retournée à l'un des deux types spécifiques, des formes qui remontaient vers l'hybride premier, ou même s'approchaient très-notablement de l'autre type spécifique. Ces faits, si singuliers au premier abord, me paraissent s'expliquer très naturellement par la disjonction du pollen ainsi que je l'expliquerai plus loin.

L'année 1860 ayant été extrêmement défavorable à toutes les cultures, nos hybrides de Linaires eurent le sort commun à nos autres plantes: elles fleurirent tardivement, et il n'y eut qu'une très faible quantité de leurs graines qui mûrirent. Je les récoltai pour obtenir la génération suivante, en 1861. La planche V, série C, représente six individus de quatrième génération, à différents états; et il y en a un (No. 6) qui est très voisin du *L. purpurea*, un autre (No. 1) qui diffère peu du *L. vulgaris*; les quatre autres sont intermédiaires, sans se ressembler ni ressembler à l'hybride premier.

Cinquième génération. Les graines qui ont produit cette cinquième génération ont presque toutes été recueillies sur des individus intermédiaires entre les deux formes spécifiques et assez analogues à l'hybride premier. Ces graines, semées en 1861, n'ont levé qu'en partie, vraisemblablement parce que, ayant été récoltées la plupart avant maturité, elles ont péri pendant l'hiver. Je n'en ai obtenu que vingt-deux plantes, classées en neuf-lots, et sur ce nombre il y en eut un tiers environ qui périt dans le courant de l'année ou n'arriva pas à fleurir avant le commencement de l'hiver. Était-ce l'effet d'un mauvais sol ou de la sécheresse prolongée de l'été, ou bien celui d'une faiblesse constitutionnelle résultant du mauvais état des graines, ou enfin le signe d'un affaiblissement ayant pour cause l'hybridité elle-même, c'est ce que je ne saurais dire. Toutefois, je crois avoir remarqué, dans les générations précédentes, que les individus qui s'éloignaient le plus du *L. vulgaris* avaient moins de vigueur et périssaient notablement plus vite que ceux qui y renaient ou s'en éloignaient le moins.

Malgré cet échec, j'ai obtenu cette année (1861) une douzaine de sujets fleuris et assez vigoureux de mon hybride; cinq d'entre eux ont été représentés sur la planche V, en D. Il y en a un (No. 2) qui tend à se rapprocher du *L. vulgaris*; un autre (No. 1) qui est plus voisin du *L. purpurea*; les trois autres (No. 3, 4, 5) sont presque décolorés, et on ne sait trop duquel des deux types spécifiques ils s'approchent le plus.

Toutes ces plantes ont été fertiles à divers degrés; celle qui a donné le plus de graines a été, comme toujours, la plus voisine du *L. vulgaris* (No. 2); les moins fertiles ont été les plus décolorées. Cependant leur pollen, examiné au microscope, contenait beaucoup plus de bons grains que de mauvais; il est donc probable qu'il y a, chez beaucoup de ces plantes intermédiaires, un nombre plus ou moins grand d'ovules impropres à recevoir l'imprégnation.

No. 37. *Luffa acutangulo-cylindrica*.

Pollen dessiné Planche IX, fig. A, A', B et a. Trois générations.

Luffa acutangula. (M.)

Fruit obovoïde-oblong, relevé de dix côtes longitudinales, anguleuses et saillantes, dépourvu de verrucosités. Graines non ailées, chagrinées, noires, luisantes.

Fleurs jaune de soufre. Feuilles à sept lobes peu prolongés.

Luffa cylindrica. (F.)

Fruit en général fusiforme, quelquefois ovoïde oblong, sans côtes saillantes, parcouru dans le sens de sa longueur de dix lignes noires et présentant des verrucosités allongées, mais peu saillantes. Graines bordées d'une aile courte, lisses, d'un noir mat.

Fleurs jaune orangé clair. Feuilles à cinq lobes.

Les deux Cucurbitacées qui font le sujet de cette expérience ne sont ni très-éloignées l'une de l'autre, ni très-rapprochées. Ce sont simplement deux bonnes espèces dans un genre homogène. Le *L. cylindrica* se laisse facilement féconder par l'*acutangula*, et donne des hybrides d'une médiocre fécondité, ainsi qu'on va le voir, par l'observation qui suit.

Dans les derniers jours du mois de juillet 1857, et par une matinée chaude et sèche (à six heures et demie du matin), deux fleurs femelles de *L. cylindrica* reçurent une forte dose de pollen de *L. acutangula*. Il n'y avait, en ce moment, aucune fleur mâle de *L. cylindrica* ouverte, ni près de s'ouvrir. Les deux ovaires s'accrurent et devinrent de très-beaux fruits, qui furent cueillis mûrs le 24 octobre suivant. Ils contenaient autant de graines que s'ils eussent été fécondés par le pollen de leur espèce.

En 1858 (avril), des graines tirées de ces deux fruits furent semées sur une couche chaude et levèrent toutes. Après la transplantation, et défalcation faite des individus qui périrent à la suite de cette opération, il me resta vingt-neuf plantes, qui devinrent très-belles et beaucoup plus fortes que les *Luffa cylindrica* de race pure cultivés dans le même établissement. Par tout leur aspect, elles diffèrent à peine de cette espèce, qui est d'ailleurs assez variable; je remarque, seulement, que les lobes de leurs feuilles sont un peu moins prolongés que dans la variété mère qui avait fourni les graines.

Jusqu'ici, donc, il n'y eut rien de particulier dans la végétation; mais les anomalies ne tardèrent pas à se faire voir. Conformément aux allures de toutes les espèces du genre, des fleurs femelles et des grappes de fleurs mâles naquirent aux aisselles des feuilles, mais toutes ces fleurs mâles tombèrent successivement sans s'ouvrir; un très-petit nombre seulement, peut-être moins de dix en moyenne pour chaque plante, virent à bien, et cela n'arriva que quand les plantes eurent atteint une taille presque démesurée, et, par suite, très-tardivement.

Les fleurs femelles, au contraire, avaient été extrêmement abondantes; chaque plante en produisit au moins une centaine, et probablement même beaucoup plus. Par leur ovaire, relevé de dix côtes saillantes, elles tenaient exactement le milieu entre celles des deux espèces. Elles étaient, du reste, parfaitement constituées et très-propres à recevoir l'imprégnation; mais, comme il n'y avait aux environs aucun sujet de l'une ni de l'autre espèce dont elles pussent recevoir du pollen, elles périrent successivement, jusqu'au moment où quelques fleurs mâles purent s'ouvrir. Ces dernières avaient des étamines bien conformées et contenant du pollen; on en profita pour féconder à la main un certain nombre de fleurs femelles, opération qui se répéta tous les jours, à partir du moment où des fleurs mâles apparurent.

Malgré ce soin, il n'y eut qu'un bien petit nombre d'ovaires qui grossirent, et aucun n'arriva à la taille normale des fruits du *L. cylindrica*. La fécondation ayant été d'ailleurs très tardive, par la raison donnée ci-dessus, ces fruits n'arrivèrent qu'à une demi-maturité. Il fallut les cueillir en cet état dans les derniers jours d'octobre, pour ne pas s'exposer à les voir détruits par la gelée.

Les vingt-neuf sujets hybrides donnèrent en tout trente-huit fruits, c'est-à-dire moins de deux chacun (un pied vigoureux de *L. cylindrica* de race pure peut en produire de vingt à trente), dont aucun ne dépassa bien sensiblement la moitié de la taille normale; la plupart même restaient encore au-dessous de cette proportion. Par leur forme obovoïde très-allongée, par leurs côtes saillantes et l'absence totale de verrucosités, ils se rapprochaient un peu plus des fruits de *L. acutangula* que de ceux du *L. cylindrica*. Dans tous les cas, leur caractère mixte était bien prononcé et leur hybridité évidente.

Lorsqu'on les eut laissés achever leur maturité dans un appartement chauffé à quinze ou dix-huit degrés, tous les fruits furent ouverts, et on ne trouva, dans chacun d'eux, qu'un nombre extrêmement réduit de graines développées. Un fruit normalement fécondé de *L. cylindrica* contient communément de cent soixante à deux cents graines; ceux-ci n'en avaient pas, en moyenne, plus de huit à dix. Les plus beaux en contenaient une vingtaine, mais le plus grand nombre n'en avaient que quatre à six; il y en eut même où il ne s'en trouva qu'une seule. Toutes ces graines présentaient, comme les fruits eux-mêmes, des formes mixtes qu'il n'était pas possible de méconnaître: elles étaient chagrinées comme celles du *L. acutangula*, mais il leur restait un vestige de l'aile membraneuse qui entoure celles du *L. cylindrica*.

Dans les années 1859, 1860 et 1861, j'ai cultivé un certain nombre de ces *Luffas* hybrides de première génération, au moyen de graines issues du croisement de 1857, que j'avais conservées, et j'ai retrouvé sur elles tout ce que j'avais observé sur leurs similaires en 1858: une taille exagérée, la chute des fleurs mâles en bouton, la floraison tardive de celles qui persistaient, et une fructification presque nulle, qu'on s'explique sans peine par l'imperfection très-visible du pollen, et, probablement aussi, mais moins certainement, par celle des ovules. Ce pollen de première génération a été représenté en A, sur la planche IX, qui reproduit assez fidèlement la proportion des grains bien constitués aux mauvais. Cette proportion est très-faible et n'atteint pas le dixième de la totalité des grains. Si l'on ajoute à ce fait celui de la rareté des fleurs mâles qui parvinrent à s'ouvrir, on n'a pas de peine à comprendre que les fruits aient été si peu nombreux et si pauvres en graines (voir planche IX, fig. A, A' et a).

Deuxième génération. En 1859, j'élevé encore vingt-neuf individus de *L. acutangulo-cylindrica*, au moyen de graines fournies par la première génération, et fécondées par le pollen de l'hybride. Ces plantes ne diffèrent pas sensiblement par la taille et le port, de celles de la génération précédente, mais leurs fleurs mâles s'ouvrent presque toutes, même sur les premières inflorescences; aussi, sans qu'il soit nécessaire de recourir à la fécondation artificielle, voit-on nouer et grossir une multitude de fruits. Tous les individus ne sont cependant pas également fertiles; il en est sur lesquels je ne trouve que deux ou trois fruits noués, tandis que d'autres en ont de douze à quinze, et, comme ils sont au voisinage les uns des autres et qu'ils échangent facilement leur pollen par l'intermédiaire des abeilles, j'en conclus, avec une nouvelle probabilité, que les ovules des individus peu fertiles sont en partie impropres à recevoir l'imprégnation. Vers le milieu d'octobre, je récolte, sur les vingt-neuf plantes, deux cent soixante-deux fruits mûrs ou mûrissants, et j'en laisse plus d'une centaine à demi-grossier qui n'ont pas de chance de mûrir. Au total, c'est environ quatre cents fruits qui sont produits, à la seconde génération, par le même nombre de plantes qui, à la première, en a donné trente-huit. Ce résultat est frappant, et accuse bien la modification qui s'est effectuée dans la constitution de l'hybride.

Une autre modification, non moins remarquable, est la diminution très-sensible des angles de tous ces fruits. Ces angles existent encore, tantôt plus, tantôt moins saillants, mais ils sont partout plus faibles qu'ils ne l'étaient à la première génération. En même temps qu'ils s'abaissent, on voit apparaître les lignes longitudinales noires si caractéristiques des fruits du *L. cylindrica*. Enfin, les graines elles-mêmes participent très-visiblement à cette transformation; elles sont déjà presque lisses et elles sont entourées d'une margination aliforme, presque aussi développée que celle des graines du *L. cylindrica* de race pure. Cet acheminement vers cette dernière espèce n'est pas également prononcée sur tous les fruits, car il en est parmi eux qui sont encore à peu près au même point que ceux de première génération; mais il est général, et il ne se manifeste, dans aucun de ces hybrides, la moindre tendance à revenir au type du *L. acutangula*.

Hybride quarteron de deuxième génération. En 1858, j'avais fécondé deux fleurs du *L. acutangulo-cylindrica* de première génération par le pollen du *L. cylindrica* pur.

Leurs ovaires ont donné naissance à de très-beaux fruits, de grandeur normale, contenant plus de graines que ceux qui avaient été fécondés par le pollen de l'hybride. Quatre pieds issus de ces graines, en 1859, ont reproduit presque identiquement le *L. cylindrica*. Ils ont été très-florifères et très-féconds, et, à eux quatre, ont donné plus de cent fruits, dont quatre-vingt-cinq sont arrivés à maturité. Leur forme était entièrement celle des fruits du *L. cylindrica*, dont ils ne se distinguaient plus que par des vestiges presque effacés des dix côtes anguleuses si saillantes sur l'hybride premier. Leur richesse en graines était presque aussi grande que celle des fruits de l'espèce pure, et c'est à peine si on distinguait sur ces graines des traces des inégalités caractéristiques de celles du *L. acutangula*. Elles étaient d'ailleurs ailées comme dans le *cylindrica*, et les fruits avaient repris, avec les lignes longitudinales noires, les verrucosités allongées qui les distinguent de cette espèce.

Hybride *L. amaro-acutangulo-cylindrica*. Dans la même année 1858, cinq fleurs du *L. acutangulo-cylindrica* de première génération avaient été fécondées par le pollen du *L. amara*, troisième espèce dont je parlerai plus loin et dont on voit le fruit représenté planche VI. Ces cinq fleurs ont produit un pareil nombre de fruits, contenant tous quelques graines, dont une partie fut semée en 1859. Je ne sais si elles levèrent toutes; le fait est qu'après la transplantation des plantes qui en naquirent il ne m'en resta qu'une, qui devint fort belle, quoiqu'elle restât de petite taille comparativement aux autres hybrides. Par son port, elle ressemblait assez aux *L. acutangulo-cylindrica* proprement dits, mais par ses fleurs elle fut beaucoup plus voisine du *L. amara*. Elle produisit beaucoup de fleurs mâles; les fleurs femelles, toutes semblables à celles du *L. amara*, se montrèrent tardivement, et, soit pour ce fait, soit par suite de l'infécondité du pollen (ce dont je ne me suis pas assuré), soit pour toute autre raison, elle ne donna aucun fruit. L'observation étant isolée, la seule conclusion qu'on en puisse tirer est que le croisement est possible entre le *L. amara* et l'hybride des *L. cylindrica* et *acutangula*, et qu'on peut en obtenir des hybrides ayant une triple parenté.

Hybride de première génération fécondé par l'hybride de la seconde. En 1859, quatre pieds de l'hybride de première génération furent cultivés à proximité des vingt-neufs sujets de deuxième génération dont il a été parlé ci-dessus. Ces quatre pieds qui, s'ils avaient été abandonnés à eux-mêmes, auraient été aussi peu fertiles que leurs similaires de 1858, et n'auraient donné, à eux quatre, que cinq ou six fruits, devinrent très-fertiles, en recevant, par l'intermédiaire des insectes, du pollen de ces vingt-neuf plantes de deuxième génération. J'ai récolté sur eux soixante-six fruits bien développés, sans compter ceux en assez grand nombre que j'ai abandonnés parce qu'ils étaient trop jeunes et n'avaient aucune chance de mûrir. Ils contenaient aussi, malgré de nombreuses lacunes, plus de graines que

ceux des hybrides de même génération fécondés par eux-mêmes. A quoi tenait cette fertilité si remarquablement plus grande? Évidemment à ce que le pollen des plantes de deuxième génération que ces quatre plantes avaient reçu, était mieux conformé, ou, si l'on veut, plus riche en grains bien constitués que celui de la première.

Troisième génération. En 1860, beaucoup de graines du *L. acutangulo-cylindrica* de deuxième génération, tirées de différents fruits, furent semées sur un couche chaude, au mois d'avril. Presque toutes levèrent, mais je ne conservai de ce semis que quarante-trois plantes, ce qui devait être plus que suffisant pour juger de ce qui adviendrait de l'hybride, si elles réussissaient comme dans les années précédentes.

Malheureusement il n'en fût pas ainsi; tout le monde se rappelle ce qu'a été cette triste année 1860, si fatale à la culture des plantes exotiques tenues en pleine terre. De toutes ces plantes ce sont les cucurbitacées qui ont le plus souffert. Nos hybrides de *Luffa* restèrent presque stationnaires jusqu'à la fin de juillet, et lorsqu'ils prirent un peu de vigueur, il était trop tard pour qu'on pût espérer en voir mûrir les fruits.

Cette année ne fut cependant pas entièrement perdue pour l'observation. Toutes nos plantes, autant qu'on put en juger sur des ovaires et de jeunes fruits récemment noués, avaient fait un pas de plus vers le *L. cylindrica*; on y distinguait encore des vestiges de côtes anguleuses, mais réduits à un simple filet, formant un léger relief sur le fruit qui avait entièrement repris la forme et l'aspect de ceux du *cylindrica*. Il y eut même une plante, dans le nombre, dont les fruits, arrivés presque au volume normal, ne différèrent plus du tout de ceux du *cylindrica* pur; toute trace de côtes avait disparu, les lignes noires étaient très-apparentes et on distinguait de même les verrucosités allongées qui sont propres à cette espèce. Aucun des fruits n'étant arrivé même à une demi-maturité, je dus renoncer à l'espérer d'observer la quatrième génération en 1861.

Un phénomène très-curieux de végétation, qui ne s'était pas encore présenté jusque-là, eut lieu sur la plus grande partie de ces hybrides de troisième génération: ce fut le changement de sexe des fleurs mâles, sur une vingtaine de plantes au moins. Dans tous les *Luffa*, toutes les fleurs mâles, sauf quelques unes qui naissent solitaires à l'aisselle des feuilles, sont disposées en une longue grappe (*racemus*) au nombre de douze à quinze ou même plus, et s'épanouissent successivement. Ici la plupart des grappes étaient devenues androgynes, c'est-à-dire entremêlées de fleurs mâles et de fleurs femelles; sur quelques pieds même, devenus par le fait unisexués, elles étaient uniquement composées de fleurs femelles. Si ce genre de monstruosité n'était pas la suite de l'hybridité, je ne saurais à quoi l'attribuer, à moins qu'on ne voulût y voir l'effet des irrégularités météorologiques de l'année 1860; mais cette explication serait à peine recevable, puisque le même fait s'est reproduit, en 1861, sur les *Luffa* hybrides de même provenance et de même génération; et on sait que l'année 1861 a été très-différente de celle qui l'avait précédée.

En 1861, quatre exemplaires seulement du *L. acutangulo-cylindrica* de troisième génération furent cultivées au Muséum, et, la saison favorable aidant, ils devinrent très florifères et produisirent beaucoup de fruits très beaux. Sur trois de ces plantes, on retrouve le fait de la conversion d'un grand nombre de fleurs mâles en fleurs femelles; toutes leurs grappes sont androgynes et quelquefois contiennent plus de fleurs femelles que de fleurs mâles. Ces dernières toutefois sont assez nombreuses pour féconder la plus grande partie des ovaires. Leur pollen est d'ailleurs beaucoup plus riche que celui de l'hybride de première génération; les bons grains y sont au moins aussi nombreux que les mauvais, peut-être même la proportion en est-elle un peu plus forte. La figure B de la planche IX donne une idée de l'aspect de ce pollen vu au microscope, sous un grossissement d'environ cent diamètres. On saisit au premier coup d'œil, sur les deux figures A et B, la différence des pollens de la première et de la troisième génération. La figure A montre le pollen de première

génération mouillé; les grains, d'ovoïdes qu'ils étaient étant secs, deviennent sphériques, et laissent saillir les trois mamelons correspondant aux ostioles de ce pollen. Les mauvais grains ont à peine grossi et n'ont pas changé de figure; les bons éclatent de temps en temps dans l'eau et laissent échapper leur fovilla sous forme de nuage, ainsi qu'on le voit dans la figure isolée *a*.

Les fruits du *L. acutangulo-cylindrica* de troisième génération, récoltées en 1861, ne différaient plus de ceux du *L. cylindrica* pur qu'en ce qu'ils avaient encore un vestige des côtes saillantes de l'hybride, et en ce qu'ils contenaient comparative-ment peu de graines. Il y a effectivement encore, dans ces fruits, plus de vide que de plein; mais les graines sont très-bien conformées, et il faut savoir qu'elles proviennent d'une plante hybride pour s'apercevoir qu'elles ne ressemblent pas encore tout à fait à celles du *L. cylindrica* de race pure.

No. 38. *Luffa amaro-cylindrica*.

Planche VI. Une génération.

L. amara, Roxburg. (M.)

Feuilles réniformes, à cinq ou sept lobes, un peu pubérules et blanchâtres.

Fleurs jaune de soufre. Fruits ovoïdes, de la grosseur d'une noix, présentant dix costules saillantes, tachés de noir près du pédoncule. Graines un peu rugueuses, brunes, non marginées.

Luffa cylindrica, Roemer. (F.)

Feuilles à cinq lobes développés, aigues, glabres, d'un vert foncé.

Fleurs plus grandes et d'un jaune plus vif que celles de l'*amara*. Fruits cylindriques ou fusiformes, de 25 à 30 cm. de long, sans costules, rayés de noir, avec quelques verrucosités peu saillantes. Graines d'un noir mat, lisses, bordées d'une aile courte.

Les *Luffa amara* et *L. cylindrica*, dont la planche VI représente les fruits, différent peut-être plus l'un de l'autre qu'ils ne diffèrent tous deux du *L. acutangula*. Ce sont deux-bonnes espèces, dont l'hybride paraît néanmoins devoir être fécond.

En août 1859, deux fleurs femelles de *L. cylindrica*, abritées sous des sachets de gaze pour en éloigner les insectes, furent fécondées par le pollen du *Luffa amara*. Les deux ovaires nouèrent et devinrent de très beaux fruits, aussi riches en graines que s'ils avaient été fécondés par le pollen de leur espèce. Une partie de ces graines semées en 1860 me donne dix-neuf plantes, visiblement intermédiaires entre les deux espèces parentes. Toutes fleurissent abondamment, quoique tardivement. Sur le nombre, il en est deux qui sont unisexués et entièrement mâles; mais leurs étamines sont mal conformées et ne contiennent pas un seul grain de pollen. Chez les autres la végétation est normale, en ce sens qu'elles ont des fleurs mâles et des fleurs femelles, mais chez elles aussi les étamines sont généralement mal constituées et ne contiennent pas de pollen ou en contiennent très peu. J'essaye cependant de féconder quelques fleurs femelles avec celles de ces étamines qui paraissent les moins mal partagées, et effectivement je parviens à faire nouer deux ou trois fruits, qui, par suite de manque de chaleur de la saison et de l'excès des pluies, ne parviennent pas à maturité. Je fais tout de suite remarquer que la grande défectuosité du pollen de cet hybride pouvait fort bien tenir en partie aux intempéries de l'année. Ce qui m'autorise à le croire, c'est qu'en 1861 ce pollen fut beaucoup meilleur.

Des graines provenues du croisement de 1859, furent semées au mois d'avril 1861. J'en ai obtenu deux plantes, l'une très-voisine du *L. cylindrica*, mais beaucoup moins développée, et trahissant sa qualité d'hybride par son pollen imparfait; l'autre

exactement intermédiaire entre les deux espèces. Ses ovaires sont sillonnés comme ceux de l'*amara*, mais ils sont plus longs; ses étamines sont bien conformées et elles contiennent environ un bon grain de pollen contre trois mauvais. C'est ce que j'ai essayé de représenter par les figures C et C' de la planche IX; dans un cas le pollen est sec, dans l'autre il est mouillé et gonflé; les mauvais grains n'ont pas changé de forme et ont à peine grossi dans l'eau.

Ce pollen, tout pauvre qu'il était, pouvait encore féconder les fleurs femelles, et je m'en suis servi pour en faire nouer quelques-unes. Un seul fruit se développa bien et arriva à maturité. Je l'ai représenté de grandeur naturelle entre les fruits, dessinés aussi de grandeur naturelle, des *L. cylindrica* et *L. amara*, sur la planche VI. Ce fruit si bien développé, à en juger par l'extérieur, était cependant très pauvre en graines; il n'en contenait que quatorze, et encore y en avait-il sur ce nombre cinq ou six dont l'embryon paraissait trop peu développé pour germer. Par leur grandeur et tout leur faciès, elles étaient intermédiaires entre celles des deux espèces productrices, et montraient même un commencement de la margination aliforme de celles du *L. cylindrica*. Ces graines furent semées en 1862; mais, contre mon attente, elles ne germèrent point.

No. 39. *Coccinia Schimpero-indica*.

Planche IX, F et F'. Une génération.

Coccinia Schimperii. (M.)

Plante frutescente de 8 à 10 m. ou plus.
Feuilles trois ou quatre fois plus grandes que celles de l'*indica*.

Fleurs d'un jaune rougeâtre très-pâle, ou de couleur nankin. Fruits ovoïdes, rouge cocciné. Plante dioïque. — D'Afrique.

Coccinia indica. (F.)

Plante frutescente de 5 à 6 m. ou plus.
Fleurs très blanches, du double plus grandes que celles du *Schimperii*. Fruits oblongs, de forme obovoïde, rouge carmin. Plante dioïque. — De l'Inde.

Les deux espèces ci-dessus désignées sont très distinctes botaniquement, mais elles forment à elles deux un genre très-homogène.

Dans le courant du mois d'août 1859, année très chaude et très favorable à la culture des cucurbitacées, j'ai fécondé successivement une douzaine de fleurs femelles du *Coccinia indica* par le pollen du *C. Schimperii*. Toutes ces fécondations réussirent, et j'en obtins des fruits d'un beau développement et remplis de graines aussi bien embryonnées que si elles étaient venues à la suite d'une fécondation légitime.

Quelques-unes furent semées en 1860, et donnèrent une dizaine de plantes, très-visiblement intermédiaires entre les deux espèces, mais dont la croissance fut extrêmement retardée par les intempéries de cette fâcheuse année. Il y en eut deux cependant qui parvinrent à fleurir, l'une mâle, l'autre femelle; mais ces deux floraisons, n'ayant pas eu lieu simultanément, restèrent sans résultat. Les fleurs avaient d'ailleurs le caractère mixte des plantes elles-mêmes; peut-être cependant étaient-elles un peu plus voisines que celles du *C. Schimperii* (le père) que de celles du *C. indica* (la mère). Toutes ces plantes, quoique vivaces et abritées dans une serre, périrent pendant l'hiver.

En 1861, nouveau semis de graines du *Coccinia Schimpero-indica*. J'en obtins encore dix plantes, dont neuf sont visiblement hybrides; mais la dixième ressemble tellement au *C. indica* pur, que j'ai lieu de croire qu'un grain de pollen de cette espèce a été mêlé à celui du *C. Schimperii* dans le croisement de 1859. De ces neuf plantes hybrides, il y en eut trois qui fleurirent dans le courant de l'été, et toutes trois furent mâles, ce qui m'ôta le moyen d'observer la deuxième génération l'année

suivante, et je le regrettai d'autant plus que ces fleurs mâles hybrides étaient aussi riches en pollen que les espèces légitimes dont l'hybride était issu. On voit une représentation de ce pollen aux figures F et F' de la planche IX, sec dans la première, mouillé dans la seconde, sous un grossissement d'environ cent diamètres. C'est à peine si on aperçoit çà et là un grain incomplètement développé, et la proportion de ces grains mal formés n'est pas plus grande que dans le pollen d'une espèce légitime. Ce qui prouve mieux encore la perfection de ce pollen, c'est qu'à défaut de fleurs femelles de l'hybride, je m'en suis servi avec le plus grand succès pour féconder une douzaine de fleurs du *Coccinia indica* femelle, de race pure, dont précisément le mâle manquait dans le jardin où se faisait l'expérience. Toutes ces fleurs ont noué et donné des fruits contenant de bonnes graines, dont j'ai vu sortir l'hybride quarteron l'année suivante (1862).

Chapitre III.

La règle d'uniformité des hybrides de première génération et la loi de retour aux formes spécifiques d'après Ch. Naudin.

Il reste à analyser du Mémoire sur l'hybridité présenté à l'Académie des Sciences en 1861 par Naudin, la deuxième partie renfermant la discussion des faits et les conclusions qu'on peut en tirer. Cette deuxième partie fut imprimée, dès 1863, dans les *Annales des Sciences Naturelles* [Botanique, 4^{ième} Série, t. 19, p. 180—203][10]; il m'a paru important d'en reproduire ici seulement deux paragraphes, ceux qui peuvent se résumer par ce que j'ai désigné (1911) sous les titres de:

I. Règle d'uniformité des hybrides de première génération:

„Les hybrides d'un même croisement (et du croisement réciproque) se ressemblent entre eux, à la première génération, autant ou presque autant que des individus qui proviennent d'une même espèce légitime.“

Cette règle est la condensation du paragraphe IV de la deuxième partie du Mémoire sur l'hybridité et intitulé *Physionomie des hybrides* (voir page suivante).

II. Loi de retour aux formes spécifiques:

„Les hybrides fertiles et se fécondant eux-mêmes reviennent tôt ou tard aux types spécifiques dont ils dérivent.“

Cette règle peut-être regardée comme la conclusion condensée du paragraphe V intitulé par Naudin: *Retour des hybrides aux types spécifiques des espèces productrices*. Quelle est la cause déterminante de ce retour? (voir p. 77).

Il sera facile de constater après la lecture de l'exposé qu'en fait Naudin, les analogies et les différences que ces règles présentent avec ce qu'on est convenu d'appeler les lois de Mendel.

[Extrait des Nouvelles Archives du Muséum, t. I, 1865, p. 146—156.]

IV. Physionomie des hybrides.

Pour se faire une idée juste de l'aspect que présentent les hybrides, il est essentiel de distinguer entre la première génération et celles qui la suivent.

J'ai toujours trouvé, dans les hybrides que j'ai obtenus moi-même, et dont l'origine m'était bien connue, une grande uniformité d'aspect entre les individus de première génération et provenant d'un même croisement, quel qu'en ait été le nombre. C'est ce que nous avons vu dans le *Petunia violaceo-nyctaginiflora*, les *Datura Tatulo-Stramonium* et *D. Stramonio-Tatula*, *D. meteloïdo-Metel*, *D. Stramonio-laevis* etc., les *Nicotiana texano-rustica* et *rustico-texana*, *N. persico-Langsdorffii*, etc.; ayant déjà signalé ces ressemblances, il est inutile que je m'y arrête plus longtemps ici.

Cela ne veut pas dire cependant que tous les individus d'un même croisement soient absolument calqués les uns sur les autres; il y a quelquefois entre eux de légères variations, mais qui n'altèrent pas pour cela d'une manière sensible l'uniformité générale, et qui ne me paraissent pas dépasser celles qu'on observe communément dans les semis d'espèces légitimes d'une même provenance. Les infractions les plus notables à cette loi ont été celles du *Cucumis Meloni-trigonus* et du *Datura Stramonio-laevis*. J'ai dit comment, sur quatre pieds de *C. Meloni-trigonus*, d'ailleurs parfaitement semblables de port et de feuillage, il s'en est trouvé un (voyez pl. VIII) dont les fruits ont été un peu plus gros et assez différents de forme de ceux des trois autres, mais il ne faut pas oublier que les graines qu'ont fourni ce semis ont été tirées de trois fruits de *C. trigonus* fécondés (en 1859) par les pollens d'autant de variétés de Melons, ce qui explique suffisamment la différence de forme des produits obtenus en 1861. Quant au *Datura Stramonio-laevis*, toute la différence consistait en ce que trois individus sur quarante offraient, sur leurs capsules, le phénomène de disjonction dont j'ai parlé en faisant l'histoire de cet hybride, mais cette légère modification n'altérerait en rien l'aspect très uniforme de cette collection. Les deux hybrides de *Digitalis luteo-purpurea*, représentés planche II, diffèrent aussi quelque peu par la couleur des fleurs, mais ce sont des hybrides que j'ai trouvés tout faits, et dont l'origine ne m'est pas connue; ils peuvent du reste très-bien s'expliquer par le fait qu'on cultive dans les jardins deux variétés de *Digitalis purpurea*, l'une à fleurs pourpres, l'autre à fleurs blanches. Si le pollen de ces variétés, qui sont assez constantes quand on les tient isolées l'une de l'autre, ont pris part, simultanément ou séparément, au croisement, les hybrides ont dû nécessairement s'en ressentir.

En somme, on peut dire que les hybrides d'un même croisement se ressemblent entre eux, à la première génération, autant ou presque autant que des individus qui proviennent d'une même espèce légitime.

Faut-il admettre, comme le prétend M. Klotzsch, que les hybrides réciproques (ceux qui proviennent des deux croisements possibles entre deux espèces) sont notablement différents l'un de l'autre; par exemple, que l'hybride obtenu de l'espèce A fécondée par l'espèce B diffère sensiblement de celui qu'on obtient de l'espèce B fécondée par l'espèce A. Je ne suis pas en mesure de le nier d'une manière absolue; il faudrait, pour prendre un parti à cet égard, avoir eu sous les yeux les hybrides qui ont amené M. Klotzsch à formuler cette règle, mais ce que je puis affirmer, c'est que tous les hybrides réciproques que j'ai obtenus, tant entre espèces voisines qu'entre espèces éloignées, ont été aussi semblables les uns aux autres que s'ils fussent provenus du même croisement; c'est ce que j'ai indiqué

en parlant des *D. Stramonio-Tatula* et *Tatulo-Stramonium*, *Nicotiana paniculato rustica* et *rustico-paniculata*, *N. angustifolio-macrophylla* et *macrophylo-angustifolia*; *N. texano-rustica* et *rustico-texana*, *N. persico-Langsdorffii* et *Langsdorffio-persica*. Il se peut sans doute qu'il n'en soit pas toujours ainsi; mais, si le fait est vrai, il doit être rare, et être considéré bien plus comme l'exception que comme la règle.

Tous les hybridologues sont d'accord pour reconnaître que les hybrides (et il s'agit toujours des hybrides de première génération) sont des formes mixtes, intermédiaires entre celles des deux espèces parentes. C'est effectivement ce qui a lieu dans l'immense majorité des cas, mais il n'en résulte pas que ces formes intermédiaires soient toujours à une égale distance de celle des deux espèces. On a souvent remarqué, au contraire, qu'elles sont quelquefois beaucoup plus voisines de l'une que de l'autre. On conçoit, du reste, que l'appréciation de ces rapports est toujours un peu vague, et que c'est le sentiment qui en décide. On a aussi remarqué que les hybrides ressemblent quelquefois plus à l'une des deux espèces par certaines parties, à l'autre par certaines autres, ce qui est également vrai, et nous en avons vu un exemple dans le *Mirabilis longiflora-Jalapa*, sensiblement plus semblable au *M. longiflora* par les organes de la végétation, et au *M. Jalapa* par les fleurs; mais je crois que c'est à tort qu'on a voulu rattacher cette distribution des formes aux rôles de père ou de mère qu'ont joués les espèces dans le croisement d'où est sorti l'hybride; je n'ai rien vu du moins qui confirmât cette opinion. M. Regel affirme (*Die Pflanze und ihr Leben* etc. p. 404 et suiv.) que lorsque l'hybride provient d'espèces de genres différents (ce qui équivaut à dire d'espèces très-éloignées), ses fleurs portent les caractères essentiels de celles du père; or, nous avons vu que dans le *Datura ceratocaulo-Stramonium*, provenu de deux plantes presque génériquement différentes, les fleurs ont été absolument semblables à celles de la mère (*D. Stramonium*); que dans les *Nicotiana glauco-angustifolia* et *glauco-macrophylla*, obtenus d'espèces très-éloignées, elles ont été notablement plus ressemblantes à celles de la mère qu'à celles du père, tandis que dans le *N. californico-rustica* et *glutinoso-macrophylla*, elles ont été très-sensiblement intermédiaires entre celles des espèces parentes. La règle posée par M. Regel me semble donc hasardée, ou tout au moins établie d'après un trop petit nombre de faits.

Pour mon compte, je crois que ces inégalités de ressemblance, quelquefois très-grandes, entre l'hybride et ses parents, tiennent avant tout à la prépondérance marquée qu'exercent beaucoup d'espèces dans leurs croisements, quelque soit le rôle (de père ou de mère) qu'elles y jouent. C'est ce que nous avons vu dans les hybrides des *Petunia violacea* et *P. nyctaginiflora*, qui ressemblent notablement plus au premier qu'au second; dans le *Luffa acutangulo-cylindrica*, dont toutes les formes rappellent plus le *L. cylindrica* que l'espèce conjointe, et surtout dans les *Datura ceratocaulo-Stramonium* et *D. Stramonio-laevis* dont tous les individus sont incomparablement plus rapprochés du *D. Stramonium* que de l'autre espèce, bien que, dans un cas, le *D. Stramonium* remplisse la fonction de père, et, dans l'autre, celle de mère.

À partir de la seconde génération, la physionomie des hybrides se modifie de la manière la plus remarquable. Ordinairement, à l'uniformité si parfaite de la première génération succède une extrême bigarrure de formes, les unes se rapprochant du type spécifique du père, les autres de celui de la mère, quelques-unes rentrant subitement et entièrement dans l'un ou dans l'autre. D'autres fois, cet achèvement vers les types producteurs se fait par degrés et lentement, et quelquefois on voit toute la collection des hybrides incliner du même côté. C'est qu'effectivement c'est à la deuxième génération que, dans la grande majorité des cas (et peut-être dans tous), commence cette dissolution de formes hybrides, entrevue déjà par beaucoup d'observateurs, mise en doute par d'autres, et qui me paraît aujourd'hui hors de toute contestation. Nous allons en expliquer la cause dans le paragraphe suivant.

V. Retour des Hybrides aux types spécifiques des espèces productrices. Quelle est la cause déterminante de ce retour?

Tous les hybrides dont j'ai observé avec quelque soin la deuxième génération m'ont offert ces changements d'aspect et manifesté cette tendance à revenir aux formes des espèces productrices, et cela dans des conditions telles que le pollen de ces espèces n'a pas pu concourir à les y ramener. Nous en avons vu des exemples frappants dans le *Primula officinali-grandiflora*, dans tous les hybrides du *Datura Stramonium*, le *D. meteloido-Metel*, les hybrides réciproques des *Nicotiana angustifolia* et *macrophylla*, *N. persica* et *Langsdorffii*, *Petunia violacea* et *nyctaginiflora*; dans le *Luffa acutangulo-cylindrica*, et plus encore dans le *Linaria purpureo-vulgaris*. Chez plusieurs de ces hybrides de deuxième génération il y a eu des retours complets à l'une ou à l'autre des deux espèces parentes ou à toutes deux, et des rapprochements à divers degrés de ces espèces; chez plusieurs aussi nous avons vu les formes intermédiaires se continuer en même temps que s'effectuaient, sur d'autres échantillons de même provenance, les retours dont je viens de parler. Il y a plus: nous avons constaté dans quelques cas (*Linaria purpureo-vulgaris* de troisième et de quatrième génération) de véritables rétrogradations vers la forme hybride, et même quelquefois nous avons vu sortir, d'une plante en apparence entièrement retournée à l'une des deux espèces, des individus qui semblaient rentrer presque entièrement dans l'espèce opposée. Tous ces faits vont s'expliquer naturellement par la disjonction des deux essences spécifiques dans le pollen et les ovules de l'hybride.

Une plante hybride est un individu où se trouvent réunies deux essences différentes ayant chacune leur mode de végétation et leur finalité particulière, qui se contrarient mutuellement et sont sans cesse en lutte pour se dégager l'une de l'autre. Ces deux essences sont-elles intimement fondues? se pénètrent-elles réciproquement au point que chaque parcelle de la plante hybride, si petite, si divisée qu'on la suppose, les contienne également toutes deux? Il se peut qu'il en soit ainsi dans l'embryon, et peut-être dans les premières phases du développement de l'hybride, mais il me paraît bien plus probable que ce dernier, au moins à l'état adulte, est une agrégation de parcelles, homogènes et unispécifiques prises séparément, mais réparties, également ou intégralement entre les deux espèces, et s'entremêlant en proportions diverses dans les organes de la plante. L'hybride, dans cette hypothèse, serait une mosaïque vivante, dont l'œil ne discerne pas les éléments discordants tant qu'ils restent entremêlés; mais si, par suite de leurs affinités, les éléments de même espèce se rapprochent, s'agglomèrent en masses un peu considérables, il pourra en résulter des parties discernables à l'œil, quelquefois des organes entiers, ainsi que nous le voyons dans le *Cytisus Adami*¹⁾, les Orangers et les Citronniers hybrides du

¹⁾ L'arbre connu dans les jardins sous le nom de *Cytisus Adami* est une forme presque exactement intermédiaire entre le *C. Laburnum* (ou peut-être le *C. alpinus*), à fleurs jaunes, et le *C. purpureus*, à fleurs lilas pourpre. Ses fleurs plus grandes que celles du *C. purpureus*, moins grandes au contraire que celles du *C. Laburnum*, sont de la teinte mordorée qui devait résulter de la fusion du jaune et du pourpre; de plus elles sont entièrement stériles. Toutefois, ce que le *C. Adami* offre de plus singulier, c'est que de loin en loin, on voit sortir, de sa tige et de ses branches, des rameaux dont le feuillage et les fleurs sont identiquement ceux du *C. Laburnum* et *C. purpureus*, de telle sorte qu'il n'est pas rare de trouver réunies, sur un même arbre, deux espèces très-différentes, ainsi que leur hybride. En reprenant les caractères des espèces naturelles, soit du *Laburnum*, soit du *purpureus*, les fleurs reprennent aussi leur fertilité. L'origine du *C. Adami* est fort obscure; je lui trouve tous les caractères des vrais hybrides, mais je ne dois pas dissimuler que la plupart des

groupe des bizarreries, le *Datura Stramonio-laevis*, etc. C'est cette tendance plus ou moins visible des deux essences spécifiques à se dégager de leur combinaison qui a induit quelques hybridologues à dire que les hybrides ressemblent à leur mère par le feuillage, et leur père par les fleurs ou réciproquement. Elle n'avait pas échappé à Sageret, expérimentateur ingénieux, qui trouvait les hybrides moins remarquables par l'état intermédiaire de chacun de leurs organes que par les ressemblances prononcées de certains organes avec ceux du père et de certains autres avec ceux de la mère. Il cite même un hybride de Chou et de Raifort dont certaines siliques étaient celles du Chou, et les autres celles du Raifort. S'il n'a pas pris ici une monstruosité pour un hybride, il a ajouté un remarquable exemple d'hybridité disjointe à ceux que nous connaissons.

Bien que les faits ne soient pas encore assez nombreux pour conclure avec certitude, il semble que la tendance des espèces à se séparer, ou, si l'on veut, à se localiser sur des parties différentes de l'hybride, s'accroît avec l'âge de la plante, et qu'elle se prononce de plus en plus à mesure que la végétation s'approche de son terme, qui est d'une part la production du pollen, de l'autre la formation de la graine. C'est effectivement aux sommités organiques des hybrides, au voisinage des organes de la reproduction, que ces disjonctions deviennent plus manifestes: dans le *Cytisus Adami*, la disjonction se fait sur des rameaux fleuris; elle se fait sur le fruit lui-même dans l'Orange-bizarrerie et le *Datura Stramonio-laevis*; dans le *Mirabilis longiflora-Jalapa* et le *Linaria purpurea*, c'est la corolle qui manifeste le phénomène de la disjonction par la séparation des couleurs propres aux espèces productrices. Ces faits autorisent à penser que le pollen et les ovules, le pollen surtout, qui est le terme extrême de la floraison mâle, sont précisément les parties de la plante où la disjonction spécifique se fait avec le plus d'énergie; et ce qui ajoute un degré de plus à la probabilité de cette hypothèse, c'est que ce sont en même temps des organes très-élaborés et très petits, double raison pour rendre plus parfaite la localisation des deux essences. Cette hypothèse admise, et j'avoue qu'elle me paraît extrêmement probable, tous les changements qui surviennent dans les hybrides de deuxième génération et de générations plus avancées s'expliquent pour ainsi dire d'eux-mêmes; ils seraient au contraire inexplicables, si on ne l'admettait pas.

Supposons, dans la Linaria hybride de première génération, que la disjonction se soit faite à la fois dans l'anthère et dans le contenu de l'ovaire; que des grains de pollen appartiennent totalement à l'espèce du père, d'autres totalement à l'espèce de la mère: que dans d'autres grains la disjonction soit nulle ou seulement commencée; admettons encore que les ovules soient, au même degré, disjoints dans le sens du père et dans le sens de la mère; qu'arrivera-t-il lorsque les tubes polliniques descendront dans l'ovaire et iront chercher les ovules pour les féconder? Si le tube d'un grain de pollen revenu à l'espèce du père rencontre un ovule disjoint dans le même sens, il se produira une fécondation parfaitement légitime, dont le résultat sera une plante entièrement retournée à l'espèce paternelle; la même combinaison s'effectuant entre un grain de pollen et un ovule disjoints tous deux dans le sens de la mère de l'hybride, le produit rentrera de même dans l'espèce de cette dernière; qu'au contraire, la combinaison s'effectue entre un ovule et un grain de pollen disjoints en sens contraire l'un de l'autre, il s'opérera une véritable fécondation croisée, comme celle qui a donné naissance à l'hybride même, et il en résultera encore une forme intermédiaire entre les deux types spécifiques. La

horticulteurs le croient provenu d'une greffe du *C. purpureus* sur le *C. Laburnum*, et que plusieurs botanistes admettent la possibilité du fait. Si cette supposition était un jour reconnue vraie, il faudrait admettre que, dans certains cas, la greffe peut produire les mêmes résultats que l'hybridation. C'est ce qu'il serait intéressant de vérifier par de nouvelles expériences.

fécondation d'un ovule non disjoint par un grain de pollen disjoint dans un sens ou dans l'autre donnera un hybride quarteron; et comme les disjonctions, tant dans le pollen que dans les ovules, peuvent se faire à tous les degrés, il résultera des combinaisons qui pourront avoir lieu, et que le hasard seul dirige, cette multitude de formes que nous avons vues se produire dans les Linaires hybrides et les Pétunias, dès la deuxième génération.

La rétrogradation d'un hybride en voie de retour vers l'une ou l'autre des deux espèces parentes s'explique tout aussi facilement par cette hypothèse. J'en ai cité plusieurs exemples en faisant l'histoire de la troisième génération du *Linaria purpureo-vulgaris*. Nous avons vu, par exemple, que, dans un lot de quatre-vingts plantes issues d'un même individu de deuxième génération qui paraissait entièrement retourné au *L. purpurea*, sont apparus de nouveaux hybrides qui remontaient à la forme intermédiaire de l'hybride premier, et, mieux que cela encore, d'autres individus qui se rapprochaient quelque peu de la Linaire à fleurs jaunes. La raison en est que l'hybride à fleurs pourpres de deuxième génération, malgré les apparences, conservait encore quelque chose du *L. vulgaris* à fleurs jaunes, et que cette parcelle d'essence étrangère a été suffisante pour ramener quelques grains de pollen et quelques ovules soit à un état mixte, soit tout à fait à *L. vulgaris*, ce qui a eu pour résultat de faire naître des plantes qui rétrogradaient dans le sens opposé à celui de leur mère.

Des faits tout semblables, quoique moins prononcés, se sont produits dans la descendance d'hybrides de deuxième génération qui semblaient entièrement revenus au type du *L. vulgaris*, et même, d'une certaine manière, dans celle du *Datura Stramonio-laevis*, où des individus, rentrés dans le *laevis*, conservaient jusqu'à la troisième génération des caractères qui sont propres à ce genre d'hybrides (p. 84). Tous ces faits nous montrent que le dégagement des formes spécifiques alliées dans les hybrides ne s'achève pas toujours aussi vite qu'on pourrait être porté à le croire, si on n'en jugeait que par la physionomie ou l'apparence extérieure.

Le retour des hybrides aux formes des espèces parentes n'est pas toujours aussi brusque que celui que nous avons observé dans les Primevères, les Pétunias, le *Linaria purpureo-vulgaris*, et le *D. meteloides-Metel*, etc.; souvent il se fait par gradations insensibles, et exige, pour être complet, une série peut-être assez longue de générations. Nous avons vu, par exemple, que, dans le *Luffa acutangulo-cylindrica*, il faut arriver à la troisième génération pour trouver un individu sur une quarantaine, qui reprenne intégralement l'apparence extérieure du *L. cylindrica*. Les hybrides des *Nicotiana persica* et *Langsdorffii* paraissent de même ne se modifier qu'avec une certaine lenteur, et il se peut qu'il faille ici une dizaine de générations, ou même davantage, pour les ramener totalement aux formes spécifiques. Il est à remarquer dans ces différents cas, que les hybrides ne présentent aucun signe saisissable de la disjonction des deux essences spécifiques, qui semblent intimement mêlées l'une à l'autre, dans toutes les parties de la plante. Cependant, d'une génération à l'autre, les traits de l'une des deux espèces s'effacent sensiblement, comme si elle s'éteignait par degrés; mais il arrive aussi que cette extinction se fait quelquefois avec assez de rapidité pour être complète à la deuxième génération. Les *Datura ceratocaulo-Stramonium*, *D. Tatulo-Stramonium* et *Stramonio-Tatula* nous en fournissent la preuve, puisque dans le premier, l'influence du *D. ceratocaula* se borne à stériliser l'hybride pendant une partie de sa durée, sans imprimer ses traits sur lui, au moins d'une manière saisissable, et que, dans les deux autres, il ne subsiste plus rien du *D. Stramonium* à la deuxième génération.¹⁾ La marche des hybrides de *D. Stramonium*

¹⁾ Naudin a ajouté, en 1865, la note suivante au texte publié en 1863: Cette assertion, qui, à l'époque où ce mémoire a été écrit, ne se fondait que sur une seule observation me paraît aujourd'hui beaucoup trop absolue, et de nouvelles expériences me permettent de la rectifier. J'ai vu, depuis lors, les hybrides issus du

et *D. laevis* a été très-analogue à celle des premiers, en ce sens que, dans la grande majorité des individus hybrides, l'essence du *D. laevis* était déjà presque éliminée dès la première génération.

En résumé, les hybrides fertiles et se fécondant eux-mêmes reviennent tôt ou tard aux types spécifiques dont ils dérivent, et ce retour se fait soit par le dégagement des deux essences réunies, soit par l'extinction graduelle de l'une des deux: Dans ce dernier cas, la postérité hybride revient tout entière et exclusivement à une seule des deux productrices.

Plusieurs auteurs ont déjà insisté sur les analogies de raisonnement de Naudin et de Mendel cherchant à expliquer la disjonction des hybrides à partir de la deuxième génération; elle est remarquable, et on n'en a point tiré, à mon avis, toutes les conclusions possibles.

Les lois de Mendel ont été établies et sont, d'après Mendel lui-même, valables seulement pour:

„des hybrides et leurs descendants n'éprouvant aucune altération notable de fertilité dans la suite des générations“ (p. 373)²⁾,

„pour des couples de caractères différentiels qui se fondent chez l'hybride en un nouveau caractère“ (p. 374),

et „lorsque les expériences sont limitées à des caractères ressortant chez les plantes d'une manière claire et tranchée“ (p. 375).

Dans ces conditions, les lois de Mendel sont applicables [avec quelques restrictions, par exemple pour la taille des tiges, ou pour les enveloppes des graines hybrides sur lesquelles il apparaît quelquefois des pointillés colorés et des taches, même si ces caractères manquent sur les espèces souches] et le résultat auquel on aboutit est le suivant:

1^o „Des formes de passage n'ont été observées dans aucune expérience“ (p. 379).

croisement des *Datura Tatula* et *D. Stramonium* se partager entre ces deux espèces et rentrer intégralement dans l'une et dans l'autre, toutefois en bien plus grand nombre dans le *Tatula* que dans le *Stramonium*. Si l'on admettait l'hypothèse exposée plus loin sur l'origine des espèces, il faudrait considérer le *D. Tatula* comme plus ancien et plus rapproché du prototype du genre que le *D. Stramonium*, considération qui se fonderait d'une part sur la prépondérance du *Tatula* dans les croisements avec le *Stramonium*, d'autre part sur la teinte violette de ses fleurs, teinte qui est très-générale et pour ainsi dire normale dans toute la famille des solanées. A ce point de vue le *D. Stramonium* à fleurs blanches ne serait qu'une forme décolorée du *Tatula*, mais qui, devenue fixe et héréditaire, passerait de droit au rang d'espèce. Par le même procédé de dérivation, le *D. Stramonium* aurait à son tour donné naissance au *D. laevis*, comme lui à fleurs blanches, mais à capsules inermes. On sait du reste que les botanistes ne sont nullement d'accord sur la question de savoir si ces trois formes doivent être considérées comme des espèces distinctes ou comme de simples variétés d'une même espèce. (Nouvelles Archives du Muséum I, 1865, p. 155, en note.)

²⁾ Traduction française de A. Chapellier, Bulletin Scientifique de France et Belgique, t. 41, 1907.

2° „Les caractères différentiels, susceptibles d'être distingués facilement et sûrement chez les plantes en expérience, se comportent tous absolument de la même façon en combinaison hybride“ (p. 390).

3° Dans ces conditions, on peut admettre que „les hybrides produisent des cellules ovulaires et polliniques qui correspondent en nombre égal à toutes les formes constantes provenant de la combinaison des caractères réunis par la fécondation“.

Il n'y a jamais de cellules sexuelles de nature hybride. L'étude de l'hybride des *Drosera longifolia* et *rotundifolia* par Rosenberg (1906) confirme complètement cette hypothèse, même appliquée à des hybrides d'espèces.

Dans ses conclusions, Mendel fait cependant allusion aux hybrides constants et fertiles obtenus par Gaertner, tels que *Aquilegia atropurpurea-canadensis*, *Lavatera pseudolbia thuringiaca*, *Geum urbano-rivale*, quelques *Dianthus* hybrides dont *D. Armeria-delloïdes*; il suppose qu'il peut se former une cellule sexuelle hybride qui, par assimilation et divisions, donnera naissance à un organisme indépendant. Entre le retour complet aux ascendants et la combinaison durable, il imagine encore des cas intermédiaires, et l'analogie avec le texte de Naudin est complète dans ce paragraphe:

„Si les cellules reproductrices sont de même nature et si elles concordent avec la cellule fondamentale de la plante mère, le développement du nouvel individu suivra également les lois qui régissent la plante mère. S'il arrive qu'une cellule ovulaire s'allie avec une cellule pollinique de nature différente, nous devons admettre qu'entre les éléments qui conditionnent les différences réciproques, il se produit une certaine compensation. La cellule intermédiaire qui en résulte devient la base de l'organisme hybride dont le développement suit nécessairement une autre loi que celle des deux plantes souches. Si l'on considère la compensation comme complète, c'est à dire si l'on admet que l'embryon hybride est formé de cellules de même nature et dans lesquelles les différences sont conjuguées totalement et d'une façon permanente, il en résulterait, comme autre conséquence, que l'hybride de même que tout autre végétal fixé resterait invariable dans sa descendance“ (l. c. p. 408—409).

Mendel a fait pendant dix années de nouveaux essais pour ramener les hybrides à deux types, celui du Pois et celui des hybrides stables; on ne peut affirmer qu'il y ait réussi, car ses lettres à Naegeli indiquent plutôt un découragement profond et l'abandon de lois dont l'application est cependant remarquable dans le cas des *Pisum*.

On peut dire que l'œuvre de Naudin, bien que terminée avant les travaux de Mendel, les complète admirablement. Les hybrides

d'espèces, même à fécondité limitée, obéissent à la règle d'uniformité des caractères en première génération, qui dans des cas particulièrement simples (*Datura Stramonio-Tatula* p. 48) équivaut à la loi de dominance.

La disjonction a toujours lieu à partir de la deuxième génération et se traduit d'après Naudin par des retours plus ou moins complets, plus ou moins rapides aux formes parentes; cette loi du retour est identique (sauf en ce qui concerne les proportions modifiées par la stérilité partielle des éléments sexuels) à la loi de disjonction de Mendel.

Dans aucun des nombreux exemples étudiés par Naudin, il n'y a production d'hybrides stables; aussi nie-t-il leur existence admise par Mendel sur l'affirmation de Gaertner. La possibilité d'en obtenir est acceptée actuellement et cette hypothèse a été remaniée et présentée d'une manière nouvelle et féconde par Tschermak (1903) sous les titres d'Hybridmutation ou de Cryptomérisation.

Il est commode, et peut-être exact, pour mettre quelque clarté dans le problème très complexe des hybrides, de comparer ce qui se passe dans l'association des caractères sur les formes hybrides avec les changements de constitution des corps chimiques. En me plaçant à ce point de vue, j'ai été amené (1911) à homologuer la loi de Mendel relative aux croisements de formes différant par un caractère à la loi de Substitution des corps simples de Laurent et Dumas:

„Dans les molécules chimiques, les corps simples peuvent se substituer les uns aux autres, atome pour atome, sans que l'équilibre général de la molécule soit altéré;“

loi qui s'énoncerait ainsi lorsqu'il s'agit des hybrides entre espèces organisées:

„Dans les êtres vivants, les caractères accouplés (ou compensés) peuvent se substituer les uns aux autres, caractère pour caractère, sans que l'équilibre général des êtres soit altéré.“

Cette homologie ne peut-être acceptée que si l'on se place, en biologie, dans l'hypothèse de l'indépendance absolue des caractères, de même qu'en chimie, on admet l'indépendance absolue des corps simples entre eux. De nombreux travaux ayant eu pour objet la transmutation de corps simples entre eux n'ont abouti qu'à des résultats négatifs; il faut donc admettre ou prouver qu'un caractère ne peut se transformer en un autre caractère [résultat en contradiction formelle avec l'hypothèse darwinienne]. L'équilibre n'est pas altéré lorsque la fécondité est complète, c'est à dire dans le cas des croisements entre variétés d'une même espèce qui suivent les lois de Mendel.

On admet aussi que l'on peut modifier l'état d'équilibre d'un corps chimique composé et stable, en le placant dans des circonstances telles qu'il se dissocie; les éléments se séparent plus ou moins complètement et se recombinent parfois d'une manière différente. Poursuivant les conséquences de l'analogie établie entre les Composés chimiques et les Êtres vivants, l'hybridation serait un des procédés de destruction de l'état d'équilibre des corps organisés, entraînant des dissociations, des séparations, et enfin des combinaisons nouvelles de caractères. La création de nouveautés [divers *Hordeum Steudelii-trifurcatum* par Rimpau, *Oenothera rubrinervis nanella* par de Vries, des formes de *Lathyrus* colorés et des variétés de Coqs à crêtes différentes par Bateson etc.], rentrent bien dans cette catégorie de faits. Il est remarquable que Naudin ait observé et reconnu la nature de ce phénomène dans l'hybridation de deux formes de *Datura* à fleurs blanches, dont l'hybride a fourni le type bleu comme il résulte de la note exposée à la page suivante.

L'hypothèse que l'état d'hybridation correspond momentanément dans plusieurs cas à l'état de dissociation d'un composé chimique [ou à la dissociation momentanée de deux composés chimiques réagissant l'un sur l'autre] est donc confirmée par les faits précédents; or, cette même hypothèse permet de rendre compte aussi du phénomène de la variation désordonnée, constaté par Naudin dans les descendance hybrides, phénomène qui correspondrait à un état permanent de dissociation du composé hybride. Cet état d'instabilité peut durer pendant fort longtemps lorsqu'il s'agit d'hybrides d'espèces, comme cela résulte des observations de Naudin sur le *Linaria purpureo-vulgaris* (p. 67).

En tous cas, ces hybridations avec variation désordonnée sont caractérisées par deux phénomènes importants, qui n'ont pas été mis en lumière par les travaux de Mendel:

1^o la stérilité partielle, parfois presque complète, des éléments reproducteurs en particulier du pollen dont le pourcentage de grains avortés dans les anthères des hybrides constitue une sorte de mesure de la répulsion des espèces croisées. Ceci correspond à l'absence d'affinités chimiques traduite par le fait que deux corps restent en mélange sans se combiner; en plus de l'absence totale d'affinités (mélange simples) et des combinaisons nouvelles (substitutions stables), Naudin a montré la possibilité des combinaisons passagères et il a défini leurs caractères (excès de vigueur végétative avec diminution de fécondité).

2^o Contrairement à ce que prétendent les Mendéliens, Naudin établit que les retours, complets en apparence, aux deux parents ne le sont pas toujours en réalité et que des récessifs (au sens des Mendéliens) peuvent donner naissance ultérieurement à des plantes à caractères dominants. La note suivante en donne la preuve:

[Note présentée à l'Académie des Sciences le 21 novembre 1864.]

De l'Hybridité

considérée comme cause de Variabilité dans les végétaux
par M. Ch. Naudin.

Les altérations de la forme dans les espèces du règne végétal sont, à bon droit, considérées aujourd'hui comme un de phénomènes les plus dignes d'attirer l'attention des observateurs. Longtemps reléguée parmi les questions de second ordre, celle de la variabilité des espèces a pris depuis peu une importance inattendue, et, sans parler des déductions philosophiques auxquelles elle a déjà donné lieu, on peut dire qu'elle s'impose, au début même de tous nos travaux descriptifs. Depuis bientôt dix ans, je lui donne toute mon attention, et, quoique tenant grand compte des faits observés dans cette voie par mes prédécesseurs, c'est cependant à mes propres expérimentations que j'ai surtout demandé de m'éclairer sur cet obscur sujet. Je n'ai pas la prétention d'avoir résolu toutes les difficultés qui s'y rattachent, mais je crois être arrivé à des résultats qui, je l'espère du moins, jetteront quelque lumière sur des points jusqu'ici très embrouillés de la biologie des végétaux.

Dans un mémoire que j'ai eu l'honneur de présenter à l'Académie il y a deux ans, j'ai établi ce fait, confirmé depuis par de nouvelles expériences, qu'à partir de la 2^{ème} génération les hybrides végétaux, lorsqu'ils sont doués de fertilité, reviennent très fréquemment à l'une des deux espèces dont ils sont sortis. Ce retour à des formes avouées par la nature n'est cependant pas universel: rien n'est plus commun, en effet, que de trouver, dans une collection d'hybrides de même provenance et de seconde génération, ou d'une génération plus avancée, à côté d'individus qui rentrent dans le cadre des espèces productrices, un reliquat d'individus en nombre plus ou moins grand qui n'y rentrent pas, ou même qui diffèrent plus de ces dernières que n'en différaient les hybrides de première génération. Quelle physionomie présentent ces hybrides réfractaires et que devient leur descendance? C'est ce que je me propose d'examiner dans le présent mémoire.

En 1862 j'ai fait de nombreux croisements, tous heureux, entre les *D. laevis* et *ferox*, *Stramonium* et *quercifolia*, quatre espèces parfaitement caractérisées, entre lesquelles il n'existe pas d'intermédiaires connus, et qui, de plus, ne paraissent pas susceptibles de varier. Cependant, quoique fort distinctes, ces espèces ont assez d'affinité pour se féconder réciproquement et donner lieu à des hybrides qui, pour être stériles dans une première phase de leur vie n'en deviennent pas moins très-fertiles à une période plus avancée. Elles étaient donc dans les conditions les plus favorables pour le but que je me proposais: l'observation de leurs hybrides pendant au moins deux générations consécutives.

Pour bien faire saisir les faits qui vont suivre, je dois dire ici que les *Datura* du groupe sous-générique auquel appartiennent ces quatre espèces peuvent se répartir en deux séries: l'une dans laquelle les plantes ont les tiges vertes et les fleurs blanches, l'autre où les tiges sont plus ou moins brunes ou pourpre noir et les fleurs violettes. Pour abrégér, je les appellerai la série blanche et la série violette. Les *Datura laevis*, *Stramonium* et *ferox*, appartiennent à la première; les *D. Tatula*, *quercifolia* et quelques autres à la seconde.

Ainsi que je l'ai dit tout à l'heure, j'ai fait de nombreux croisements entre ces espèces, qui tous ont réussi, et dans des conditions d'isolement telles que je ne pouvais avoir aucun doute sur les résultats obtenus. Je ne parlerai pas ici de toutes ces expériences, que je réserve pour un Mémoire plus étendu (p. 88—89); je ne veux entretenir l'Académie que des phénomènes très remarquables de variation qui ont été provoqués par ces croisements et en tirer devant elle les conclusions qui me paraissent en découler.

Les *Datura laevis* et *ferox*, les deux espèces qui diffèrent le plus dans la série blanche, ayant été fécondés l'un par l'autre et dans les deux sens, j'ai pu en 1863, à l'aide des graines obtenues de ce double croisement, élever soixante individus de *Datura laevi-ferox* et soixante-dix de *D. feroci-laevis*, en tout cent trente plantes hybrides, issues des mêmes parents, ayant alternativement rempli les rôles de père et de mère. Toutes ces plantes ont pris le plus beau développement, et elles ont été si parfaitement semblables les unes aux autres que les deux lots auraient pu facilement se confondre en un seul. C'est une nouvelle confirmation de ce que j'ai déjà annoncé dans le Mémoire cité plus haut : qu'il n'y a pas de différence sensible entre les hybrides réciproques de deux espèces, et qu'à la première génération, les hybrides de même provenance se ressemblent entre eux autant que se ressemblent les individus d'espèces pures issus d'un même semis. A cette première génération, je le répète, la collection entière des individus hybrides de même origine, quelque nombreux qu'ils soient, est aussi homogène et aussi uniforme que le serait un groupe d'individus d'une espèce invariable, ou d'une race pure et nettement caractérisée.

Mais ces cent trente sujets hybrides présentaient un fait tout nouveau pour moi ; s'ils étaient parfaitement semblables les uns aux autres, ils différaient étrangement des deux espèces auxquelles ils devaient le jour. Ce n'était ni la taille, ni le port, ni les fleurs, ni les fruits de ces dernières ; ce n'était même rien d'intermédiaire entre leurs formes si connues et si tranchées. Quiconque aurait ignoré l'origine de ces hybrides, n'aurait pas hésité à en faire une espèce nouvelle, et, chose à noter, il les aurait classés dans la série violette, car tous avaient les fleurs de cette couleur et les tiges brunes. Cependant, ainsi que je l'ai dit plus haut, les deux espèces productrices de ces hybrides appartiennent à la série caractérisée par des tiges vertes et des fleurs blanches.

En présence de ce résultat inattendu, on aurait pu être tenté de croire que deux espèces, en se mariant l'une à l'autre, peuvent donner à leurs produits des caractères qu'elles ne possèdent pas elles-mêmes ; mais une telle conclusion était trop paradoxale pour être acceptée sans un nouvel examen. Je résolus donc de recommencer l'expérience l'année suivante, en observant de plus près, non seulement les hybrides, mais aussi les espèces dont ils provenaient.

Cette année (1864) j'ai fait de nouveaux semis des *D. laevi-ferox* et *feroci-laevis*, et, à côté d'eux, le *D. ferox* et le *D. laevis* de race pure : trente-six nouveaux pieds de *D. laevi-ferox* et trente-neuf de *feroci-laevis* reproduisirent identiquement tous les traits de leurs pères de l'année précédente. Comme ces derniers, ils eurent les tiges brunes, les fleurs violettes et les fruits épineux. Mais ce que je n'avais pas remarqué c'est que, chez le *D. ferox* de race pure, la tigelle, au moment de la germination, est d'un pourpre violet foncé. Cette teinte si vive s'étend de la racine aux cotylédons, où elle s'arrête brusquement, cédant la place à la teinte vert clair, mais elle persiste pendant toute la vie de la plante sur le point qu'elle occupe et où elle dessine un cercle coloré. Dès ce moment, tout m'était expliqué ; si les hybrides du *D. ferox*, allié à une autre espèce de la série blanche, ont les tiges brunes et les fleurs violettes, c'est ce que le *D. ferox* lui-même porte le germe de cette coloration. Dans l'espèce pure, la coloration reste à l'état rudimentaire, n'occupant que le faible intervalle qui s'étend du collet aux feuilles séminales ; dans l'hybride, elle prend un accroissement énorme, gagnant toutes les parties de la plante, et manifestant surtout son action sur la fleur. Voilà donc un premier mode de variation amené par le croisement de deux espèces, et qui produit ses effets sur la première génération hybride. La seconde génération va nous en offrir d'un autre genre et de plus remarquables encore.

Tous ces hybrides, quoique stériles dans les sept ou huit premières dichotomies, furent très-fertiles dans les suivantes. Quelques-unes de leurs graines, semées au printemps dernier (1864), m'ont donné, pour la deuxième génération, dix-neuf pieds

de *D. feroci-laevis* et vingt-six de *laevi-ferox*. Les deux lots se ressemblent encore, mais par un caractère diamétralement opposé à celui qui était le trait saillant de la génération précédente. A la grande uniformité d'alors a succédé la plus étonnante diversité des figures, diversité qui est telle que, sur les quarante-cinq plantes qui composent les deux lots, on n'en trouverait pas deux qui se ressemblassent exactement. Elles diffèrent par la taille, qui varie du simple au quadruple, par le port, la forme du feuillage, la coloration des tiges et des fleurs, le degré de fertilité, le volume des fruits et leur spinescence. Sauf un seul pied du lot *laevi-ferox*, qui est complètement rentré dans le *D. laevis*, avec cette légère différence qu'il a encore le bas de tige cerclé de pourpre violet, aucune de ces plantes ne s'est bien sensiblement rapprochée de cette dernière espèce, et il n'y en a qu'un très petit nombre chez lesquelles on saisisse de vagues ressemblances avec le *D. ferox*; la plupart même ressemblent plus aux *D. Stramonium* et *D. quercifolia*, avec lesquels elles n'ont aucune parenté, qu'aux espèces dont elles descendent. Il y en a qui ont les fleurs blanches et les tiges vertes, tantôt unicolores, tantôt colorées de pourpre à la base; d'autres ont les fleurs violettes de divers tons et les tiges plus ou moins brunes, quelquefois même d'un pourpre noir aussi foncé que dans le *D. Tatula*, qui est le type le plus parfait de la série violette; les fruits sont de toutes les grosseurs, depuis celle d'une aveline jusqu'à celle d'une forte noix, et ces fruits sont les uns très épineux, les autres seulement couverts de tubercules ou presque dépourvus d'épines; certains individus fructifient dès la première dichotomie, certains autres seulement dans les dernières; enfin il y en a qui ne nouent pas un seul fruit. En somme, les quarante-cinq plantes des deux lots constituent, pour ainsi dire, autant de variétés individuelles, comme si, le lien qui devait les rattacher aux types spécifiques s'étant rompu, leur végétation s'était égarée dans toutes les directions. C'est ce que j'appelle la variation désordonnée, par opposition à une autre manière de varier bien différente, dont je parlerai plus loin.

On pourrait demander si cette propension des hybrides à varier se continue à la troisième génération et aux suivantes, lorsqu'ils conservent leur fertilité. Voici qui va répondre à cette question.

En 1863 et 1864, j'observais la sixième et la septième génération d'un hybride que je conserve depuis plusieurs années, le *Linaria purpureo-vulgaris*, toutes deux représentées par quelques centaines d'individus. Un bon nombre de ces derniers entraient, les uns complètement, les autres partiellement, dans les formes du *Linaria vulgaris* à fleurs jaunes, un moindre nombre dans celles du *Linaria purpurea* à fleurs pourpres. On y trouvait tous les genres de variation possibles: des tailles rabougries ou élancées, des feuillages larges ou étroits, des corolles déformées de diverses manières, décolorées ou revêtant des teintes insolites, et, de toutes ces combinaisons, il n'était pas résulté deux individus entièrement semblables. Il est bien visible qu'ici encore nous avons affaire à la variation désordonnée qui n'engendre que des individualités, et que l'uniformité ne s'établit entre la descendance des hybrides qu'à la condition qu'elle reprenne la livrée normale des espèces.

Des faits semblables, auxquels on n'a peut-être pas accordé toute l'attention qu'ils méritaient, se sont produits et se produisent journellement encore dans la pratique des horticulteurs fleuristes. En voici un bien connu et bien authentique: il existe dans les jardins deux espèces parfaitement caractérisées de Pétunias, l'une à fleurs blanches (*P. nyctaginiflora*), l'autre à fleurs pourpres (*P. violacea*), sans variétés connues jusqu'ici, mais se croisant avec facilité et donnant par là des hybrides aussi féconds qu'elles-mêmes. A la première génération, tous les hybrides se ressemblent; à la seconde, ils se diversifient de la manière la plus remarquable, les uns retournant à l'espèce blanche, les autres à l'espèce pourpre, et un large reliquat marquant toutes les nuances entre les deux. Que ces variétés soient fécondées arti-

ficiellement les unes par les autres, comme le font quelques jardiniers, on en obtient une troisième génération encore plus bigarrée, et, en continuant le procédé, on arrive à des variations extrêmes, quelquefois monstrueuses, que la mode régnante fait considérer comme autant de perfectionnements.

Ce qui est essentiel à noter ici, c'est que ces variétés sont purement individuelles et sans fixité. Du semis de leurs graines naissent de nouvelles formes, qui ne se ressemblent pas plus entre elles qu'elles ne ressemblent à celles qui les ont produites.

Si nous passons en revue tous les autres groupes de plantes d'agrément où se sont trouvées, au début de la culture, deux ou plusieurs espèces assez voisines d'organisation pour donner lieu à des hybrides fertiles, nous y découvririons les mêmes faits de variabilité individuelle et jamais collective que je viens de signaler. Les Primevères et les Rosiers, pour n'en pas citer d'autres, en sont des exemples mémorables. Mille et mille fois croisées les unes par la autres, soit avec intention par les horticulteurs, soit accidentellement par les insectes, les espèces de ces deux genres ont donné naissance à des variétés si nombreuses qu'on peut à peine les énumérer, et que les types primitifs des espèces, noyés dans cette multitude confuse et toujours changeante, n'ont pour ainsi dire plus qu'une existence de convention. Quelle que soit la variété de Rosier ou de Primevère des jardins (si bien nommée *Primula variabilis*) dont on sème les graines, on peut-être assuré d'avance qu'elle ne se reproduira pas identiquement et qu'on verra naître du semis à peu près autant de variations nouvelles que d'individus.

Ceci m'amène très naturellement à jeter un coup d'œil sur nos arbres fruitiers, les Pommiers et les Poiriers particulièrement, dont les variétés se comptent par centaines, et je dirais même par milliers, si l'on conservait toutes celles que l'on voit naître des semis. Les arboriculteurs instruits sont unanimes à reconnaître que ces variétés sont individuelles et sans permanence, et que la greffe est absolument nécessaire pour les conserver et les propager, ce dont M. Decaisne a donné récemment la démonstration expérimentale. Faut-il en conclure que ces variétés sont le résultat de croisements entre espèces et races distinctes? La preuve directe manque, mais j'oserais affirmer que c'en est bien là effectivement la cause, et que sous cette multitude de formes instables se cachent plusieurs types spécifiques primitivement distincts, auxquels il n'est plus possible aujourd'hui d'assigner leurs vrais caractères. Au surplus, quelque opinion qu'on se fasse à cet égard, il faut reconnaître que ces formes, non transmissibles par voie de génération, manquent par cela même du caractère essentiel des espèces et des véritables races, qui est de se perpétuer fidèlement par le semis et de faire nombre. Rigoureusement, on peut dire que ces variétés ne sont encore représentées, quelques unes après des siècles de durée, que par un seul individu, toujours le même et toujours renouvelé par la greffe, c'est-à-dire par le sectionnement indéfini de ses rameaux.

Mais si les croisements ont produit ces phénomènes de variabilité irrégulière chez les plantes cultivées, ne serait-il pas possible que la même cause les eût fait naître chez des plantes restées à l'état sauvage? On est porté à le croire lorsqu'on jette les yeux sur certains groupes génériques, comme ceux des Saules, des Potentilles, des Ronces etc., où les espèces les mieux caractérisées au premier abord se relient cependant l'une à l'autre par des formes intermédiaires, si nombreuses et si bien graduées, qu'on en vient à ne plus savoir où placer les limites de ces espèces; aussi, malgré les études les plus laborieuses, ces genres sont-ils restés un sujet de discorde pour les botanistes. Ce qui rend cette supposition vraisemblable, c'est que précisément les espèces de ces divers groupes se trouvent dans les conditions physiques les plus propres à favoriser leurs croisements. Or il suffit ici que deux espèces, en se croisant, donnent lieu à des hybrides fertiles ne rentrant pas tous dans les types spécifiques, pour que la variabilité désordonnée entre en jeu, et amène, au bout de

quelques générations, ce chaos de formes indécises contre lequel échouent tous les efforts du botaniste descripteur.

Après avoir dit comment varient les hybrides, il est temps d'examiner comment se conduisent les espèces pures de tout alliage, lorsque leurs formes se modifient. Constatons d'abord qu'au point de vue de la variabilité, elles sont très-inégalement douées. Il y en a qu'on ne voit jamais varier, du moins dans le sens qu'on attache à ce mot; il y en a d'autres qui varient, et quelquefois dans des limites extrêmement larges. Nous ignorons quelles causes déterminent ces variations; il est permis de croire cependant que le dépaysement et la culture n'y sont pas étrangers, car on voit naître à leur suite beaucoup de variétés remarquables. Mais les espèces, lorsqu'elles varient en vertu de leurs aptitudes innées, le font d'une manière bien différente de celle que nous avons constatée dans les hybrides. Tandis que chez ces derniers la forme se dissout, d'une génération à l'autre, en variations individuelles et sans fixité, dans l'espèce pure, au contraire, la variation tend à se perpétuer et à faire nombre. Lorsqu'elle se produit, il arrive de deux choses l'une: ou elle disparaît avec l'individu sur lequel elle s'est montrée, ou elle se transmet sans altération à la génération suivante, et dès lors, si les circonstances lui sont favorables et qu'aucun croisement avec le type de l'espèce ou avec une autre variété ne vienne la troubler dans son évolution, elle passe à l'état de race caractérisée, et imprime son cachet à un nombre illimité d'individus. C'est ainsi que je m'explique la formation de ces races de végétaux économiques si tranchées, si homogènes et si stables, que la culture a vues naître, et qu'elle conserve avec tant de soin. À ne considérer que la régularité de leur marche, on les prendrait pour de véritables espèces, mais leur fragilité, lorsqu'elles sont livrées au hasard des croisements, témoigne de leur véritable nature. Ce ne sont point des espèces dans le sens botanique du mot, ce sont des catégories dans une espèce plus vaste, ou, si l'on veut, des confréries d'individus semblables d'organisation et portant une livrée uniforme.

Cette homogénéité et cette fixité de caractères sont le signe distinctif des vrais races, comme la diversité et le défaut de permanence sont celui des agglomérations nées du métissage ou de l'hybridité. Les unes, entachées d'illégitimité, sont le fruit de la variation réglée et normale de l'espèce, je dirais même plus volontiers qu'elles sont l'espèce elle-même s'adaptant à de nouveaux milieux et à des finalités nouvelles.

J'ignore si des faits analogues à ceux que je viens de rapporter ont été observés dans le règne animal, mais je ne serais pas surpris si l'on venait un jour à reconnaître que là aussi les croisements entre races caractérisées sont une cause de variabilité tout individuelle, et qu'ils sont impuissants à créer de nouvelles races, c'est-à-dire des aggrégations uniformes et capables de durer indéfiniment. Il ne serait certainement pas sans intérêt d'examiner si, en s'alliant les unes aux autres, les races bien distinctes se fondent en une nouvelle race mixte, mais homogène, ou si, comme chez les plantes, le croisement a pour effet de diversifier à l'infini les physionomies et les tempéraments. Mais c'est là un sujet qui n'est plus de ma compétence, et que j'ai hâte de laisser aux zootechnistes de profession.

La plupart des naturalistes qui ont eu connaissance des travaux de Naudin sur les hybrides en ont surtout retenu le résultat qui est mis en évidence dans cette dernière note (et aussi en 1875): les hybridations donnent naissance à la variation désordonnée. Cette expression malheureuse fit croire que Naudin n'avait point reconnu l'importance des règles de l'uniformité et de la loi du retour dont il avait fourni de nombreuses preuves. En réalité, à partir de 1870, Naudin fut obligé, pour subvenir

aux besoins de sa famille, d'abandonner ses expériences du Muséum d'Histoire Naturelle pour fonder l'établissement de semences de Collioure; il n'a pu faire un nouvel exposé complet de ses essais et de ses idées. La disjonction ultérieure et constante, sans limite, des formes hybrides et aussi les retours inattendus aux espèces opposées des plantes qui paraissaient rentrer pendant quelques générations dans l'un des types est le phénomène très accessoire qui semble avoir dominé l'impression que les naturalistes, contemporains de Naudin, ont conservé de ces recherches.

Il m'a paru intéressant d'en montrer toute l'importance et de faire revivre l'œuvre de Naudin, en suivant l'exemple de De Vries, de Correns et de Tschermak qui, il y a dix ans, ont redécouvert et mis en valeur les lois de Mendel.

Notes et Additions.

Charles Naudin est né le 14 août 1815 à Autun (Saône et Loire), qu'il quitta à l'âge de dix ans pour faire ses études classiques au collège de Bailleul en Picardie, puis au collège de Limoux (Aube) où il fut maître d'études; de 1833 à 1836, il eut cette situation précaire successivement à Montpellier, à Autun, à Dijon, où il put passer en 1836 son baccalauréat ès lettres, en 1837, son baccalauréat ès sciences. Il prit à Montpellier une première inscription de Médecine, puis vint à Paris comme précepteur et secrétaire, s'efforçant d'approcher les botanistes les plus célèbres, Auguste Saint-Hilaire en particulier.

En 1839, Naudin entra au Muséum comme simple jardinier et travailla la nuit pour réussir à passer la licence ès sciences naturelles, en 1841, le doctorat ès sciences, en 1842. Auguste Saint-Hilaire le prit alors comme aide; quatre ans après, il se rendit à Rouen pour dresser le Catalogue du Jardin botanique de cette ville, puis Decaisne l'attacha à l'herbier du Muséum. Une névralgie de la face qui déterminait une surdité incurable l'écarta pour toujours de la carrière de professeur qu'il recherchait. En 1854, il fut enfin nommé aide-naturaliste au Muséum; il commença aussitôt ses études sur l'Hybridité auxquelles il songeait depuis plusieurs années.

En 1859, il visita le célèbre jardin de Kew, en Angleterre; ses travaux déjà célèbres lui ouvrirent les portes de l'Académie le 14 décembre 1863. Il épousa en 1860 avec une femme admirable qui l'aida dans ses crises les plus pénibles et veut actuellement continuer à

développer son influence scientifique; il dut, tant pour améliorer son état maladif que pour subvenir à l'existence de sa famille, aller fonder à Collioure (Pyrénées orientales) un établissement privé de culture expérimentale; il y vécut près de dix ans consacrant tout son temps à l'acclimation sur les bords de la Méditerranée des plantes exotiques du Cap, de la Nouvelle Zélande, de la Chine et du Japon; il était déjà âgé, fatigué par son commerce de plantes et de graines lorsqu'à la mort de Thuret, en 1878, la villa et le jardin d'Antibes offerts à l'État par Madame H. Thuret, furent transformés en un Laboratoire d'enseignement botanique dont Naudin fut nommé le directeur.

Le Jardin Thuret, avec un budget de 12 000 francs comprenant les frais d'entretien et les traitements du personnel, devint une des stations d'études les plus précieuses, tant au point de vue des ressources scientifiques nouvelles fournies aux savants que pour les démonstrations qu'il fournit de l'acclimation possible, sur la Côte d'Azur, des arbres et des fleurs les plus recherchées. Pendant les vingt années que Naudin vécut à Antibes, il consacra ses efforts spécialement à l'étude des *Eucalyptus* qu'il fit venir d'Australie pour les propager tant en Algérie que sur les côtes méditerranéennes de la France; il se pré-occupait aussi des Vignes herbacées du Soudan, des Kakis du Japon dont il annonça l'avenir. Ses carnets d'observations, que Madame Naudin a bien voulu me confier, donnent à la lecture, une impression d'énergique activité, de hardiesse et d'originalité qui en firent, à 80 ans, un des savants les plus entreprenants et les plus curieux du siècle. Dès 1852, il avait admis la descendance des espèces.

Charles Naudin mourut à Antibes, le 19 mars 1899, à l'âge de quatre-vingt-trois ans.

(Consulter Berthelot, M. — Notice historique sur la vie et les travaux de M. Naudin, lue à l'Académie des Sciences le 17 décembre 1900).

L'œuvre de Naudin se décompose en trois parties; celle du savant botaniste et philosophe, sur laquelle nous insistons seulement ici; celle du publiciste, collaborateur assidu de la Revue horticole, du Journal d'Agriculture pratique, du Bon Jardinier, de la Flore des serres, de l'Encyclopédie de l'Agriculture; celle de l'acclimateur, collaborant avec Decaisne, son maître dévoué, au Manuel de l'Amateur des jardins (1852—1872), publiant une adaptation d'un traité (Select extratropical plants) de Müller, de Melbourne, sous le titre Manuel de l'acclimation, des études nombreuses sur les *Eucalyptus* (1883), les Palmiers *Phoenix* (1893), les *Pittosporum* (1899), et correspondant régulièrement avec la Société Nationale d'Acclimation de France. Voici quelques-uns des titres de ses Mémoires de botanique les plus importants:

1840. — Note sur des bourgeons adventifs produits par la feuille d'un *Drosera intermedia*. (Ann. Sc. natur. bot., 2^{ème} Sér., t. 14, p. 14.)

1842 a. — Essai sur la Végétation des Solanées. Thèse inaugurale pour l'obtention du grade de docteur ès sciences. Paris, avec 3 planches.

- 1842b. — Résumé de quelques observations sur le développement des organes appendiculaires des végétaux. (Ann. Sc. nat. bot., 2^{ième} Sér., t. 18, p. 360.)
- 1842c. — Avec A. de Saint-Hilaire. — Suite de la Revue de la Flore du Brésil. (Ann. Sc. nat. bot., t. 18, p. 24 et 209.)
- 1842d. — Revue de la Flore du Brésil méridional. (Ann. Sc. nat. bot., 3^{ième} Sér., t. 2, p. 140.)
- 1844a. — Nouvelles recherches sur le développement des axes et des appendices des végétaux. (Ann. Sc. nat. bot., 3^{ième} Sér., t. 1, p. 162.)
- 1844b. — Revue des Caryophyllées du Chili, Monographie publiée dans Gay Cl. *Flora Chilena*.
- 1844—1845. — Additions à la Flore du Brésil. (Ann. Sc. nat. bot., 3^{ième} Sér., t. 3, p. 169, t. 4, p. 48.)
- 1849—1852. — Melastomacearum quae in Museo parisiensi continentur monographicae descriptionis et secundum affinitates distributionis tentamen. (Ann. Sc. nat. bot., t. 12 à 18, 27 planches; volume à part, in -8° de 720 pages.)
1852. — Considérations philosophiques sur l'espèce et la variété. (Revue horticole, 4^{ième} Sér., t. I, No. 6, p. 102—109) (16 mars 1852.) [Voir p. 31.]
1855. — Observations relatives à la nature des vrilles et à la structure de la fleur et du fruit dans les Cucurbitacées. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 4, p. 5 et Comptes rendus Ac. des Sciences, Paris, t. 41, p. 720.)
- 1856a. — Nouvelles recherches sur les caractères spécifiques et les variétés des espèces dans le genre *Cucurbita*. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 6, p. 5—72, Pl. 1—3.) [Voir p. 35.]
- 1856b. — Remarques au sujet du croisement supposé des variétés blanches et violettes du Haricot d'Espagne. (Bull. soc. bot. France, t. 3, p. 179.)
- 1856c. — Constatation du retour spontané de plantes hybrides du genre *Primula* aux types des espèces productrices. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 42, p. 625.) [In extenso, p. 43.]
- 1856d. — Observation d'un cas d'hybridité anormale. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 42, p. 845.)
- 1856e. — Observation relative à la formation de graines sans le secours de pollen. (C. R. Ac. des Sc., t. 43, p. 538.)
- 1856f. — Résultats d'une fécondation insuffisante dans les végétaux. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 42, p. 1003.)
- 1857a. — Remarques au sujet des observations de M. Clos au sujet des Vrilles de Cucurbitacées. (Bull. soc. bot. de France, t. 4, p. 109.)
- 1857b. — Observation d'ovaires développés en fruits, sous l'influence d'un pollen étranger, mais ne contenant aucune graine embryonnée. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 44, p. 383.)
- 1857c. — Description d'une nouvelle espèce du genre *Coccinia*. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 9, p. 396.)
- 1858a. — Considérations générales sur l'espèce et la variété. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 56.) [In extenso, p. 37.]
- 1858b. — Observations concernant quelques plantes hybrides cultivées au Muséum. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 9, p. 257—278.)
- 1858c. — Description d'une nouvelle espèce du genre *Bryonia*. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 9, p. 396—398.)
- 1859a. — Observation d'un cas remarquable d'hybridité disjointe. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 49, p. 616—619.) [In extenso, p. 45.]
- 1859b. — Monographie des espèces et des variétés du genre *Cucumis*. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. XI, p. 5.)

- 1859 c. — Revue des Cucurbitacées cultivées au Muséum d'histoire naturelle en 1859, comprenant les espèces des genres *Benincasa*, *Peponopsis*, *Lagenaria*, *Citrullus*, *Coccinia*, *Luffa*, *Momordica*, *Bryonia*, *Mukia*, *Sicydium*, *Rhynchocharpa*, *Melodia*, *Thladiantha*, *Echinocystis*, *Cyclanthera*, *Sicyos* et *Sicyosperma*. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 12, p. 79.)
- 1860 a. — Analyse d'un Mémoire sur les Cucurbitacées (Bull. soc. bot. France, t. 7, p. 381) où Decaisne fait nettement allusion aux analogies de la théorie de Darwin et de Naudin sur l'origine des espèces.
- 1860 b. — Présentation des hybrides de *Linaria vulgaris* et *L. purpurea* (Bull. soc. bot. France, t. 7, p. 485) dans laquelle Decaisne indique la règle du retour aux parents dès la seconde génération hybride.
- 1862 a. — Espèces et variétés nouvelles de Cucurbitacées cultivées au Muséum en 1860 et en 1861. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 16, p. 154.)
- 1862 b. — Retour définitif et complet des plantes hybrides aux formes des espèces productrices. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 55, p. 321.)
- 1863 a. — Cucurbitacées cultivées au Muséum en 1862. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 18, p. 159.)
- 1863 b. — Nouvelles recherches sur l'hybridité des végétaux. (Ann. Sc. nat. bot., 4^{ième} Sér., t. 19, p. 180—203.) [Voir p. 48—80 et 97—105.]
- [Le mémoire manuscrit, de plus de 200 pages et accompagné d'un atlas de 30 planches, a été déposé à l'Académie en 1861 et a remporté le Grand prix de physiologie végétale en 1862. La deuxième partie seule, renfermant la discussion des faits et les conclusions a été imprimée en 1863 dans les Ann. des Sc. nat.; une partie des faits et des planches ont été publiées dans les Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle en 1865, t. 1, in -4^o, p. 1—176; la plupart des botanistes ont à leur disposition les Annales des Sciences Naturelles, c'est pourquoi j'ai cru pouvoir me limiter à l'analyse de la seconde partie, et donner au contraire le texte intégral de quelques séries d'Observations publiées dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences et dans les Nouvelles Archives du Muséum.]
- 1863 c. — Réfutation de la théorie de la fécondation artificielle des céréales. (Journal d'Agriculture pratique, octobre 1863.)
1864. — De l'hybridité considérée comme cause de variabilité dans les végétaux (Ann. Sc. nat. bot., 5^{ième} Sér., t. 3, p. 153—163, 1865, paru dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, le 21 novembre 1864, t. 59, p. 837.) [Extrait p. 84—88.]
1865. — Cucurbitacées nouvelles cultivées au Muséum en 1863, 1864, 1865. (Ann. Sc. nat. bot., 5^{ième} Sér., t. 5, p. 5.)
- 1866 a. — Cucurbitacées cultivées au Muséum d'histoire naturelle en 1866. (Ann. Sc. nat. bot., Sér. 5, t. 6 p. 5—32.)
- 1866 b. — Cas de Monstruosités devenus le point de départ de nouvelles races de végétaux. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 64, p. 929.)
1869. — La nouvelle maladie de la vigne et ce qu'on pourrait faire pour y remédier. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 69, p. 581.)
- 1874 a. — Objections au procédé de l'arrachage des Vignes pour la destruction du Phylloxéra; indication d'un autre procédé. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 79, p. 197.)
- 1874 b. — Les espèces affines et la théorie de l'évolution. (Bull. soc. bot. France, t. XXI, 33 p.)
1875. — Variation désordonnée des plantes hybrides et déductions qu'on peut en tirer. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 81, 27 sept. et 4 octobre, p. 520 et 553.)

- 1876a. — Recherches au sujet des influences que les changements de climats exercent sur les plantes (avec la collaboration de M. Radlkofer, Ann. Sc. nat. bot., 6ième Sér., t. 4, 10 p.).
- 1876b. — Huit années d'observations météorologiques faites au jardin d'expériences de Collioure. (Ann. Sc. nat. bot., 6ième Sér., t. V, p. 323.)
1879. — Observations au sujet du Cotonnier Bahmié. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 8, p. 1197.)
1880. — Essai de Culture du Cotonnier précoce. Bull. Soc. d'acclimation, 1880.
1881. — Quelques remarques au sujet des Plaqueminiers (*Diospyros*) cultivés à l'air libre dans les jardins de l'Europe. (Nouv. Arch. Muséum, Sér. 2, t. 3.)
- 1883a. — Mémoire sur les *Eucalyptus* introduits dans la région méditerranéenne. (Ann. Sc. nat. bot., 6ième Sér., t. 16, p. 337.)
- 1883b. — Notice sur les *Eucalyptus*. (Bull. soc. bot. France, t. 30, p. LXVI.)
1887. — Manuel de l'acclimateur ou choix de plantes recommandées pour l'agriculture, l'industrie et la médecine adaptées aux divers climats de l'Europe et des pays tropicaux, Paris, 8°, 565 p.
1888. — Lettre sur la Culture de la Ramie en Provence. (C. R. Ac. des Sc., t. 104.)
1891. — Description et emploi des *Eucalyptus*. (C. R. Ac. des Sc., t. 112, p. 141.)
1893. — Quelques observations sur la fécondation des palmiers du genre *Phoenix*. (Revue générale de Botanique, t. V, p. 97—99.)
- Naudin a aussi fait plusieurs travaux importants sur Les Nodosités des racines de Légumineuses, publiés dans des brochures à part.

Note I. Relative aux relations de Darwin, de Mendel et de Naudin.

Darwin a écrit l'Origine des espèces sans connaître l'article de Naudin; c'est Hooker qui le lui signala en décembre 1859; Darwin en prit connaissance aussitôt et voici son impression: „Vous avez été bien bon de m'envoyer Naudin. Je me demande comment Decaisne a pu dire que c'était la même théorie que la mienne. Naudin parle de la sélection artificielle, — beaucoup d'écrivains anglais en ont fait autant —; j'ai cru que son mémoire serait exactement comme le mien, quand il dit que les espèces se sont formées de la même manière, et il m'a été impossible, par contre, d'y trouver un seul mot se rapportant à la lutte pour l'existence et à la sélection naturelle. Au contraire, il introduit son principe de finalité (que je ne comprends pas) qui, dit-il, est chez quelques auteurs la fatalité, chez d'autres la Providence, et qui adapte les formes de chaque être vivant, et les harmonise dans la nature.

„Comme nos anciens géologues (qui croyaient qu'autrefois les forces de la nature étaient plus grandes), il imagine que les espèces étaient plus plastiques au début. Son *simile* d'arbre et de classification est pareil au mien (et à d'autres), mais je ne crois pas qu'il ait beaucoup réfléchi sur la matière, sans quoi il eut vu que la généalogie ne peut fournir à elle seule la classification. Il m'est impossible de discerner dans Naudin une beaucoup plus grande analogie avec Wallace

et moi qu'il n'y en a chez Lamarck. Nous sommes tous d'accord sur la modification et sur la descendance." (Ch. Darwin à J. D. Hooker, 23 décembre 1859. D'après *Vie et correspondance de Ch. Darwin*, publié par Francis Darwin, traduction Varigny, vol. II, p. 90.) [Voir Note [4], p. 96.]

Naudin est classé auprès de Lamarck et l'honneur est plus grand que ne le pensait Darwin; le principe de finalité incompris, c'est la notion d'Orthogénèse vers laquelle on est actuellement poussé, après avoir limité l'action de la lutte pour l'existence dans la production des espèces. D'ailleurs, à l'époque où Darwin prenait connaissance du Mémoire de 1852, Naudin avait longuement réfléchi à la notion d'espèce, puisqu'il avait publié la plupart des Notes analysées dans le chapitre I et, en particulier, ses *Considérations sur l'espèce et la Variété* parues, en mars 1858, dans les *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*. Une étude critique de la correspondance de Darwin montre que ce savant, préoccupé avant tout de la distribution géographique des espèces, ne pouvait accorder une bien grande valeur aux expériences limitées de Naudin.

Il n'en est plus de même lorsque, quatre ans plus tard, Darwin a entrevu le parti très important qu'il peut tirer de la fécondation croisée avantageuse dans la lutte pour la vie; l'infertilité des hybrides ou leur impossibilité est considérée comme un argument sérieux en faveur de la sélection sexuelle et Darwin écrit à Naudin le 7 février 1863:

„Cher Monsieur,

Une absence de chez moi m'a empêché de vous offrir mes remerciemen(t)s sincèr(e)s pour la peine que vous avez pris(e) en m'écrivant votre lettre du 2 Février si remplie d'information(s) d'une si grande valeur.

Il me fait grand plaisir d'avoir votre opinion (autant que vous êtes capable de l'exprimer) sur le croisement des variétés de Melons; et je m'en servirai pour l(a) citer.

Récemment j'ai fait grand usage de vos Mémoires admirables sur les Cucurbitaceae, autant pour la citation que pour m'informer. Je vous remercie bien de votre intention de m'envoyer votre nouveau Mémoire. J'anticipe avec grand intérêt votre ouvrage sur l'Hybridation.

Agréez mes remerciements cordi(aux) pour votre extrême bonté et croyez moi, avec beaucoup de respect, votre très obéissant serviteur.

Charles Darwin.“¹⁾

¹⁾ Madame Naudin m'a fait l'honneur de me remettre cinq lettres inédites de Darwin à son mari; celle-ci fut rédigée en français, sans doute par le secrétaire de Darwin, qui a seulement mis au bas sa signature; les autres sont en anglais, de la main de Darwin; l'une d'elles est complétée par une note explicative de Bentham.

Il paraît certain, d'autre part, que Mendel n'a pas eu connaissance du Mémoire de Naudin dont les conclusions ont été publiées dans les Annales des Sciences Naturelles-botanique, en 1863, en même temps qu'une analyse des travaux de Godron sur l'hybridité et le rapport de Duchartre à l'Académie des sciences sur l'attribution du Grand prix de Physiologie en 1862. Mendel cite, en 1865, „de consciencieux observateurs comme Koelreuter, Gaertner, Herbert, Lecoq, Wichura et d'autres encore“ qui ont étudié avec soin les hybrides. Gaertner et Wichura sont avec Koelreuter les autorités auxquelles il fait le plus allusion, tant dans ses mémoires de 1865 (sur les Pois) et de 1869 (sur les Epervières) que dans ses lettres à Carl Naegeli. L'isolement scientifique dans lequel a vécu Mendel paraît expliquer dans une grande mesure cette ignorance et il faut considérer cette circonstance comme très heureuse pour la science, car, si Mendel avait eu connaissance des travaux de Naudin, il aurait pu perdre confiance en la généralité de la loi de substitution des caractères différentiels chez les hybrides, comme cela paraît avoir eu lieu plus tard après ses insuccès avec les hybrides d'Epervières (*Hieracium*) etc., de Benoites (*Geum*) etc. . . .

[2]. Bien que Naudin n'ait pas signalé, à ma connaissance, les travaux des Geoffroy St. Hilaire sur l'origine des espèces animales, il me paraît très probable que c'est à leur école qu'il a acquis le sens des caractéristiques de l'espèce, de l'évolution et des „harmonies“ des organes entre eux; Naudin fait allusion en 1852 à Lamarck et „à d'autres hommes de talent tant en France qu'à l'étranger qui ont affirmé la consanguinité des êtres organiques d'une même famille“; il se refuse à admettre la série linéaire de complexité croissante ou décroissante préconisée par Lamarck, et la distribution des formes suivant un enchevêtrement désordonné de lignes entrecroisées; il imagine l'arbre généalogique alors qu'Isidore Geoffroy St. Hilaire, quelques années plus tard (1855), suppose un tableau à double entrée des caractères pour représenter les variations parallèles d'organismes très différents à l'origine. L'Orthogénèse ne serait elle pas l'expression actuelle des ces variations parallèles ou de la finalité mystérieuse que Darwin se refusait à comprendre à la lecture du Mémoire de Naudin?

[3]. Le Mémoire de Henri Levêque de Vilmorin sur l'Amélioration de la Carotte Sauvage par le semis est la partie la mieux connue (de Vries, Costantin, Johannsen, etc.) de l'ensemble des documents réunis en 1859 par Louis Vilmorin dans sa Notice sur l'Amélioration des plantes par le semis. C'est pourtant à ce dernier que revient l'honneur d'avoir mis en lumière la possibilité de l'obtention de nouvelles variétés par

mutation, après une période d'affollement. C'est à lui aussi qu'il faut attribuer la mise au point des travaux d'Amélioration de Betterave à sucre, c'est à dire, en définitive, la distinction entre ce qui peut être obtenu par la variation brusque (Ajonc sans épines) et ce qui peut être acquis et maintenu par la sélection lente et répétée (Betterave à sucre). Ces travaux sont, à ma connaissance, les premiers où il est fait une opposition claire et précise entre la mutation et les fluctuations.

[4]. Il est intéressant de comparer l'évolution des idées qui ont amené L. Vilmorin et Ch. Naudin à rattacher l'équilibre dans lequel se trouve l'espèce ou la race aux notions qui leur étaient les plus familières. Pour Vilmorin l'équilibre, c'est à dire la fixité d'une variété, tient à l'équivalence des actions immédiates du milieu ambiant et des tendances accumulées par les ancêtres. Naudin examine le problème de plus haut; il identifie l'équilibre de l'espèce naturelle à celui de la race et de la variété. L'intérêt de cette identification est considérable, car le succès de Darwin tient en grande partie à l'analogie qu'il a établie entre ce qui se passe avec la sélection naturelle et avec la sélection artificielle. Je ne crois pas que Darwin ait énoncé cette analogie avec plus de force que le fait Naudin dans le passage suivant de son article (p. 32).

[5]. L'image de l'arbre généalogique exprimant les affinités du système naturel dont Darwin parle dans l'origine des espèces (trad. Barbier, p. 497) et dont Haeckel a donné des applications nombreuses au règne animal est nettement exposée par Naudin dans ce passage. Le besoin d'une représentation schématique de l'évolution, ou de la parenté dans le temps, avait aussi paru nécessaire à Isidore Geoffroy St. Hilaire (1855).

[6]. Ce passage est emprunté à l'article écrit par Naudin dans la Revue horticole du 16 Mars 1852 (pages 107—108); Naudin n'a pas cru devoir le faire imprimer dans son Mémoire présenté à l'Académie des Sciences en 1861; on y trouve le germe de la distinction des bonnes et des mauvaises espèces dont le critérium pratique sera (voir la Note présentée à l'Académie des Sciences en mars 1858), pour Naudin, l'infertilité partielle ou complète des hybrides.

[7]. Naudin fait ici allusion à la théorie de la fixité des espèces soutenue par Jordan; il est, nous le verrons encore plus loin, très prudent dans sa critique du jordanisme naissant, surtout parce qu'il connaissait la patience et la rigueur avec laquelle Jordan faisait ses cultures expérimentales, dont les résultats avaient déjà été publiés en partie dans les Annales de la Société linnéenne de Lyon (1845—1848). Dans l'un de ces mémoires (6^{ième} fragment), Jordan avait dit (p. 29): „Les espèces existent indépendamment de notre manière de voir et dans des limites qu'il ne nous appartient pas de

fixer; nous n'avons donc pas autre chose à faire en les étudiant qu'à constater qu'elles sont et ce qu'elles sont suivant notre faculté d'observer. La constance des caractères étant le signe unique auquel nous pouvons reconnaître l'espèce, il résulte de là nécessairement que toutes les formes constantes sont autant d'espèces distinctes...“ Les expériences de Naudin avec les Courges et les Concombres donnent au contraire lieu à une distinction parmi les groupes de formes à caractères constants; d'où résulte l'importance accordée à l'hybridation pour distinguer les espèces des variétés.

[8]. Passage manuscrit de Naudin ajouté à la fin du Mémoire sur l'hybridité et daté de 1863.

[9]. Il ne pouvait être question ici de réimprimer complètement le Mémoire de Naudin publié dans les Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle. Les observations ont été exposées successivement, séparées nettement les unes des autres par l'auteur; le choix que j'en ai fait a été guidé, en partie par l'importance des résultats obtenus, en partie par l'intérêt qu'elles offrent lorsqu'on les compare aux travaux modernes sur le même sujet. J'ai donné le texte intégral des observations publiées sous les nos 7, 8, 9, 10, 11, 12, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 29, 30, 31, 32, 37, 38, 39 (soit 19 sur 46), me réservant d'insister dans les Notes additionnelles sur quelques passages que je considère comme importants. J'analyse brièvement les autres observations dans ces notes destinées à faciliter l'utilisation ou la critique de l'œuvre de Naudin:

Observation No. 1. — *Papaver hispidobracteatum* (*P. bracteatum* (F.) Biebst. $\times$ *P. hispidum* (M.) Hort. par). Une planche coloriée représente cet hybride stérile, dont N. observa quatre individus semblables, plus ou moins vigoureux, mais à étamines ne renfermant que des grains de pollen vides et aplatis; l'ovaire aurait pu être fécondé s'il avait reçu du pollen de *P. hispidum* auquel l'hybride ressemblait presque exactement.

No. 2. — *Papaver caucasicobracteatum* (*P. bracteatum* (F.) $\times$ *P. caasicum* (M.) Biebst.). Deux hybrides entièrement stériles et plus voisins du père que de la mère.

Beaucoup d'autres croisements entre espèces de genres différents de Papavéracées ont été tentés sans succès, mais „des résultats négatifs ne prouvent qu'à la condition d'être très souvent répétés, ce qui n'a pas été le cas ici“. Dans les deux exemples suivis, N. insiste sur ce que la fécondation hybride a été accompagnée d'une fécondation propre due à l'insuffisance de la protection des ovaires; dans le No. 1, il y eut 4 hybrides sur une vingtaine de plantes; dans le No. 2, 2 hybrides sur 50 plantes. Le développement des graines hybrides n'a-t-il pas pu être favorisé par le développement de graines pures dans le même fruit? Ce problème mérite d'être repris; dans une étude sur la

Parthénogénèse des végétaux supérieurs (1909), j'ai montré que la parthénocarpie, ou seulement la persistance prolongée de l'ovaire non fécondé était favorable au développement parthénogénétique de quelques graines; il pourrait en être de même pour les graines hybrides entre espèces éloignées.

No. 3. — *Mirabilis longiflora*-*Jalapa* (*M. Jalapa* (F.) $\times$ *M. longiflora* (M.)).

La production d'hybrides entre ces deux espèces de Belle-de-Nuit a été l'objet des recherches les plus suivies des hybrideurs les plus connus (Koelreuter, Gaertner, Lecoq, Godron) et souvent leurs résultats ont été complètement négatifs. Naudin obtint 1 seule graine de l'expérience No. 3 qui fournit une belle plante hybride très vigoureuse à l'aspect végétatif de *M. longiflora*, mais à fleurs de *M. Jalapa*; 1200 à 1500 boutons tombèrent sans s'ouvrir; des 300 fleurs épanouies, pourpres, blanches, panachées, striées, aucune ne noua malgré l'autofécondation artificielle; les étamines plus ou moins mal conformées ne renfermaient qu'un pollen vide. Les ovaires étaient moins stériles; 11 croisements avec le pollen de *M. longiflora* restèrent sans succès; 10 avec le pollen de *M. Jalapa* donnèrent 1 seule graine détruite par la gelée avant sa maturité. N. insiste sur le phénomène de disjonction spécifique, si net sur les fleurs et qu'il a représenté sur une planche coloriée. Ces études ont été reprises par Correns (1902, 1905).

No. 4. — *Mirabilis Jalapa luteo-purpurea*.

Cet hybride entre variétés d'une même espèce est facile à obtenir et il est fertile; ses fleurs sont d'un rouge orangé, très discernable de la teinte pourpre des fleurs de la plante mère, mais cependant plus voisin de celle-ci que de la teinte jaune du père. „Ceci ne doit pas surprendre, ajoute Naudin, attendu que la variété à fleurs pourpres est le type premier, c'est à dire le type naturel de l'espèce, le plus ancien si l'on aime mieux et qui, par conséquent, doit prédominer dans les croisements des variétés.“ Cette règle, constatée de nouveau par de Vries (1903) n'est pas absolue (Calycanthémie étudiée par Correns (1905), capuzes des Orges du Népal d'après Rimpau, Biffen, Blaringhem etc.).

No. 5. — Fécondation par un ou deux grains de pollen dans le genre *Mirabilis*. Expérience qui rappelle celles de Koelreuter sur le même sujet; les plantes issues de fécondations par de rares grains de pollen seraient moins vigoureuses que celles dérivant de pollinisations abondantes. N. est revenu souvent sur cette question qui répond à l'idée directrice des expériences de Darwin sur les avantages de la fécondation croisée (voir page 94).

No. 6. — *Primula officinali-grandiflora* (?) [*P. grandiflora* (ou *elatior* F.?) $\times$ *P. officinalis* (M.) (?)]. Cette plante hybride communiquée à N. a été l'objet de sa première note sur l'hybridité (p. 43—45) et

lui a fait reconnaître la dissolution des formes hybrides et leur retour aux formes spécifiques; N. n'ajoute à son travail de 1856 qu'une observation d'après laquelle la stérilité de l'hybride premier, isolé dans la descendance de 1856, pouvait bien être due à la méconnaissance de la nécessité de la fécondation croisée que Darwin venait de découvrir pour le genre *Primula*. La Planche 3 qui illustre le mémoire représente 15 figures colorées des Primevères hybrides obtenues de semis par E. Becquerel.

No. 7. — *Datura Stramonio-Tatula*. 2 générations; F_1 , 96 plantes, p. 48.

No. 8. — *Datura Tatulo-Stramonium*. 2 générations; F_1 , 24 plantes, p. 49.

Ces deux observations mettent nettement en évidence l'identité des hybrides de première génération, tant dans chaque lot que dans les croisements réciproques. De plus N. a noté en deuxième génération, 20 pieds faisant retour à *D. Tatula* pur et il a, en 1865, ajouté à ces observations cette note:

„Des expériences postérieures à celle-ci m'ont appris que les graines des hybrides de *D. Tatula* et *D. Stramonium* reproduisent ces deux espèces parfaitement pures, mais avec une proportion beaucoup plus grande pour le *D. Tatula* que pour le *D. Stramonium*.“ L'ensemble de ces résultats est bien analogue à ce qu'a obtenu Mendel avec *Pisum*.

No. 9. — *Datura Stramonio-quercifolia*. p. 49.

No. 10. — *Datura ceratocaulo-Stramonium* [*D. Stramonium* (F.) $\times$ *D. ceratocaula* (M.)]. Observation très importante en ce qui concerne la pseudo-fécondation, sujet sur lequel il ne m'a pas été possible dans ce Mémoire, vu le manque de place, d'attirer l'attention du lecteur. La découverte de ces particularités remonte à 1855, comme l'atteste la note publiée dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences en 1856, t. 42, p. 1003—1008.

No. 11. — *Datura Stramonio-laevis*. Cette observation est la plus importante de celles que N. a publiées sur l'hybridité disjointe et fournit les arguments discutés dans le troisième chapitre de ce mémoire; de plus, les chiffres de disjonction fournis à la première et à la seconde génération correspondent assez exactement à ce qui peut être prévu en appliquant la règle de Mendel à un mélange de plantes hybrides dans le rapport de 3 *Stramonium* à 1 *laevis*. N. ne s'est préoccupé que des formes obtenues et non des pourcentages; d'après la répartition dans la population:

7 *Stramonium*: 24 hybr. type *Stramonium*: 6 hybr. type *laevis*: 1 *laevis* pur il résulterait que les caractères capsules lisses et capsules épineuses constituent un couple complexe et non un couple simple, devant être rapporté à un dihybride plutôt qu'à un monohybride, comme cela paraît être le cas pour les grains épineux et

lisses de l'*Hordenum distichum* (Blaringhem 1909 et 1911). Bateson et Miss E. R. Saunders (1902, p. 25; table VII); ont au contraire trouvé une disjonction dans la proportion de 3 armés pour 1 inerme.

No. 12. — *Datura meteloïdo*-Metel. p. 53.

No. 13. — *Nicotiana californico-rustica* [*N. rustica*, Linn. (F.) × *N. californica* (M.) Hort. par.].

N. remarque la grande confusion qui régné dans la classification des espèces et des variétés du genre *Nicotiana*; les noms donnés sont ceux adoptés par le Muséum. *N. californica*, appartenant au groupe des *Petunioides*, diffère beaucoup du *rustica* et a donné par son croisement 1 seul hybride exactement intermédiaire et figuré par la belle planche IV; ses étamines sont absolument stériles, car le pollen n'est représenté que par des vésicules vides; les ovaires sont aussi stériles et aucune graine n'a pu être obtenue de 60 fleurs fécondées, la moitié par du pollen de *N. rustica*, l'autre moitié par *N. californica*.

L'obtention de pieds *N. rustica* purs de la même capsule que celle qui a fourni cet hybride conduit N. à la même conclusion que pour les Pavots (Note No. 2, p. 97).

No. 14. — *Nicotiana glauco-angustifolia* [*N. angustifolia*, Hort. par. (F.) × *N. glauca*, Graham (M.)].

Malgré les grandes différences des types, le croisement est facile avec *N. glauca* comme père. *N. angustifolia* est une variété (*attenuatum*? Dunal) du *N. Tabacum*; 4 fleurs castrées fécondées par pollen de *glauca* donnent autant de graines que si la fécondation était normale; du semis de quelques graines, N. obtint 11 plantes identiques dont 1 amenée à fleurir; intermédiaire par le port entre les parents, elle se rapproche de *N. angustifolia* par ses inflorescences et ses fleurs; les étamines sont stériles, les ovaires nouent facilement et donnent de nombreuses graines avec le pollen de *N. Tabacum* et de ses variétés.

No. 15. — *Nicotiana glauco-macrophylla* [*N. macrophylla* Ndn. ou *N. auriculata* Hort. par. (F.) × *N. glauca* (M.)].

Cinq hybrides stériles identiques entre eux et à l'hybride obtenu dans l'expérience No. 14.

No. 16. — *Nicotiana glutinoso-macrophylla* [*N. macrophylla* Ndn. (F.) × *N. glutinosa*, Lin. ou *N. Warscewiczii*, Hort.].

Les fruits nouent normalement; la moitié des graines est bonne. N. en tire 3 plantes hybrides intermédiaires, même pour les caractères de fleurs, et stériles à la fois par les étamines et par les ovaires (21 essais).

No. 17. — *Nicotiana angustifolio-macrophylla*. p. 55.

et No. 18. — *Nicotiana macrophylllo-angustifolia*. p. 56.

Deux observations dont les résultats sont conformes à ceux qu'indique la règle de Mendel. N. pose ici la question des croisements à fertilité complète distinguant les hybrides des métis,

distinction reprise ultérieurement par Mac Farlane (1892), puis par de Vries (1905). (Especies et Variétés, tr. française, p. 160.)

No. 19. — *Nicotiana glutinoso-angustifolio-macrophylla*.

Sept fleurs de l'hybride précédent (No. 18) castrées dans le bouton et fécondées par le pollen de *N. glutinosa* donnent des fruits de différentes grosseur ($\frac{1}{3}$ à $\frac{3}{4}$ de la taille normale) renfermant quelques bonnes graines qui fournissent 8 plantes dénommées comme plus haut qui sont presque l'exacte répétition du *N. glutinoso-macrophylla* (exp. No. 16) et stériles comme lui.

No. 20. — *Nicotiana texano-rustica*. p. 57.

No. 21. — *Nicotiana rustico-texana*. p. 58.

No. 22. — *Nicotiana persico-Langsdorffii*. p. 58.

No. 23. — *Nicotiana Langsdorffio-persica*. p. 59.

No. 24. — *Nicotiana commutato-persica* [*N. persica* Lindl., (F.) $\times$ *N. commutata* Fisch., (M.)].

et No. 25. — *Nicotiana persico-commutata*.

Hybrides réalisés en 1855 parallèlement à la série *persico-Langsdorffii* et donnant l'impression que l'hybridation *commutato-persica* est plus délicate que la première, bien que par l'aspect *N. Langsdorffii* paraît différer davantage du *persica* que le *commutata*. Les 94 hybrides du No. 24 et 69 hybrides du No. 25 sont identiques, intermédiaires entre les deux parents, avec empreinte de *persica* plus accusée, et très fertiles.

No. 26. — *Nicotiana Langsdorffio-commutata*.

et No. 27. — *Nicotiana commutato-Langsdorffii*.

Hybrides réalisés en 1855 sans difficultés sérieuses donnant des résultats analogues d'hybrides intermédiaires et féconds. Le pollen de *N. commutata* serait peut-être moins énergique que celui des trois autres espèces, problème qui est rattaché par. N. à la question des affinités réciproques.

No. 28. — *Nicotiana persico-macrophylla* [*N. macrophylla* (F.) $\times$ *N. persica* (M.)]. Deux fleurs fécondées en 1859 nouent et donnent des fruits de $\frac{1}{2}$ grosseur dont la plupart des graines sont avortées; N. en obtient 4 hybrides à croissance lente et ne réussissant pas à fleurir.

No. 29. — *Nicotiana paniculato-rustica*.

et No. 30. — *Nicotiana rustico-paniculata*.

Ces deux hybridations réciproques, qui ont été suivies pendant trois générations, fournissent des renseignements importants sur la disjonction incomplète et unilatérale d'hybrides stériles par leur pollen. A la troisième génération aucun hybride n'avait fait retour à l'un ou à l'autre parent, cas très rare d'après Naudin.

No. 31. — *Petunia violaceo-nyctaginiflora*. p. 60.

No. 32. — Retour des hybrides de Pétunias aux types spécifiques.
p. 61.

No. 33. — Sous le titre *Essais de Croisements entre espèces de Solanées restés sans résultats*, toutes les fleurs ayant été castrées, N. donne la série des 461 croisements qui n'ont produit que des résultats négatifs; cette liste n'a d'intérêt que pour indiquer „les répugnances que certaines espèces, proches ou éloignées, ont à s'allier“.

No. 34. — *Digitalis luteo-purpurea* (?).

Hybride que N. a trouvé en culture au Muséum, stérile à la fois par les étamines et par l'ovaire, et figuré par deux formes, l'une à fleurs jaunes lavées de rose, l'autre à fleurs jaunes très-pâle, uniformes, plus voisines toutes deux de *D. lutea* (figurées Pl. II).

No. 35. — *Linaria purpureo-vulgaris*. p. 63.

No. 36. — *Ribes Gordonianum*, hybride de *R. palmatum* et *R. sanguineum*, est entièrement stérile même avec le pollen de ses parents.

No. 37. — *Luffa acutangulo-cylindrica*. p. 68.

Les recherches de Naudin sur le croisement des variétés de Cucurbitacées nous donnent des arguments peu connus et importants relativement au problème de l'hérédité du sexe. Il ne semble pas qu'on puisse actuellement, avec les seules expériences de Correns (1907), admettre l'hypothèse que les sexes mâle et femelle se comportent comme un couple de caractères mendéliens; il paraît au contraire évident d'après cette observation de N. et les deux suivantes que l'excès d'individus femelles à la première génération, ou seulement la chute des fleurs mâles précoces et mal conformées, est due aux mêmes causes qui déterminent l'excès de vigueur végétative des hybrides, ou la chute précoce des premières fleurs qui ne s'ouvrent pas.

Si l'on interprétait les expériences de Naudin sur les *Luffa*, en particulier celle de *Luffa cylindrica* $\times$ *L. acutangula*, de la même manière que Correns pour ses hybrides de *Bryonia*, on serait conduit à imaginer des tendances sexuelles telles que, par exemple, les ovules des *Luffa cylindrica* à tendance femelle dominassent la tendance monoïque du pollen de *Luffa acutangula*. Dans ces conditions, il résulterait du croisement *Luffa cylindrica* $\times$ *L. acutangula* à la première génération des plantes presque exclusivement femelles, ce qui est le cas; à la seconde génération, la dissociation ayant lieu, l'élément monoïque reparait seulement sur le quart des individus. Naudin a constaté la présence sur les 29 individus de fleurs des deux sexes et par suite un retour complet au récessif; il remarqua cependant que les pieds monoïques étaient plus ou moins fertiles; enfin, à la troisième génération, il constata un changement complet de sexe, les fleurs mâles étant métamorphosées en fleurs femelles sur une vingtaine de plantes.

Bien qu'on ne trouve dans ces faits rien d'absolument contradictoire avec l'hypothèse indiquée plus haut, il me semble plus logique d'admettre, comme j'ai pu l'étudier sur d'autres plantes

monoïques (Mais, 1907), que la déviation sexuelle est due à un changement dans la nutrition des fleurs des plantes hermaphrodites. Les recherches de Klebs sur la Joubarbe et les miennes sur le Mais s'accordent pour faire prévoir l'apparition de fleurs presque exclusivement femelles sur les plantes hybrides dont la vigueur est d'après Naudin de beaucoup supérieure à celle des parents. Godron (1878) a d'ailleurs signalé un changement de sexualité analogue dans des hybrides de *Papaver* dont les étamines étaient partiellement transformées en carpelles. [Voir sur le sujet Strasburger (1910) et Shull, G. H. (1910).]

No. 38. — *Luffa amaro-cylindrica*. p. 72.

No. 39. — *Coccinia Schimpero-indica*. p. 73.

No. 40. — *Cucumis meloni-trigonus* [*C. trigonus* Roxburg $\times$ *C. Melo*, Linn.]. Cet essai, et d'autres analogues que N. fit plus tard, étonna beaucoup l'auteur par la possibilité d'obtenir des graines hybrides et fertiles de deux espèces aussi éloignées par le port, la croissance et l'aspect, alors que des espèces en apparence plus voisines du genre *Cucumis* furent toujours stériles entre elles.

No. 41. — Croisements féconds entre les diverses races ou sous-espèces du groupe des Melons.

Les formes secondaires de l'espèce *Cucumis Melo* s'allient entre elles de toutes les façons possibles en donnant des centaines de formes intermédiaires; même les formes à fruits gros comme un œuf de Poule (*C. pancherianus* de Tahiti), ou le Melon sauvage de Figari, se comportent comme le Dudaïm, le Cantaloup, le Sucrin, le Rouge de Perse etc. Tous ces produits sont des métis indéfiniment féconds.

No. 42. — Essais de croisements entre les différentes espèces du genre Courge.

et No. 43. — Essai de croisement entre le *Cucumis Figarei* et diverses Cucurbitacées.

et No. 44. — *Cucumis Myriocarpus-Figarei*?

et No. 45. — Essais de croisement sur l'*Ecballium elaterium*.

Série d'épreuves qui aboutissent, soit à la chute des fleurs femelles protégées contre le pollen de leur propre espèce, soit à la formation de fruits plus ou moins développés à graines non embryonnées (*Ecballium elaterium* avec différentes espèces de *Bryonia*) ou complètement vides (pollination sans fécondation définie par Massart, 1902).

No. 46. — Retour du *Linaria vulgaris* pélorié au type de l'espèce, par fécondation artificielle.

Un pied de *Linaria vulgaris* dont toutes les fleurs étaient péloriées, sans éperons et privées d'étamines, fut fécondé par le pollen de l'espèce; N. obtint de la fécondation de 10 fleurs 4 plantes qui rentrèrent toutes dans le type de la Linaire commune.

D'une autre pélorie affectant plusieurs pieds de la même Linaire, à cinq éperons, ou plutôt à 2 ou 3 éperons, N. obtint une cinquantaine d'individus dont 30 fleurirent la première année; 1 seule porta une fleur à 2 éperons; des 20 autres fleurissant en 1861, il y en eut une qui reproduisit, pour toutes les fleurs, la pélorie non éperonnée. „Il se pourrait, ajoute Naudin, que si ces pélories étaient fécondes par elles-mêmes, c'est à dire qu'elles produisissent du pollen capable de féconder leurs ovaires, leur forme anormale se maintint et prit rang parmi les variétés persistantes; mais c'est ce qu'aucune expérience ne permet encore d'affirmer.“ Hugo de Vries a étudié la production de races, peu fécondes il est vrai, de *Linaria vulgaris peloria* (1903).

[10]. Les questions examinées par Naudin dans cette Seconde partie sont celles que l'Académie avait posées aux concurrents du Grand prix de Physiologie en 1861 (p. 42):

I. La stérilité absolue (*Nicotiana californico-rustica*, *N. glutinoso-macrophylla*, *N. glutinoso-angustifolio-macrophylla*, *Digitalis luteo-purpurea* et *Ribes Gordianum*) correspond à l'absence d'ovules bien conformés et susceptibles d'être fécondés par le pollen de leurs ascendants, ainsi qu'à l'absence de pollen réduit à des granules vides, ce dont on peut s'assurer au microscope; mais l'action stérilisante de l'hybridité agit avec bien plus de force sur le pollen que sur les ovules. Dans les cas d'hybrides même très fertiles, de première génération de *Datura Stramonium*, les premières fleurs formées tombent; les premières fleurs mâles des *Luffa acutangulo-cylindrica* périssent sans s'ouvrir; *Mirabilis longiflora-Jalapa*, *Nicotiana rustico-paniculata* et *N. paniculato-rustica* perdent les trois quarts de leurs boutons. Ces symptômes sont caractéristiques des plantes hybrides, même lorsqu'elles ressemblent pour le reste de leurs caractères, à l'une ou à l'autre espèce parente.

II. Les hybrides fertiles sont au moins aussi nombreux que les hybrides stériles; les hybrides sont fertiles par eux-mêmes chaque fois que leurs anthères contiennent du pollen bien organisé, et l'examen microscopique suffit en général à indiquer le résultat (exception *Mirabilis longiflora-Jalapa*). La fertilité peut être faible à la première génération et augmenter avec les générations. Il y a toute la série des intermédiaires depuis la stérilité absolue jusqu'à la fertilité égale à celle de l'espèce pure.

III. L'aptitude des espèces à se croiser et la fertilité des hybrides qui en résultent sont en général proportionnelles à l'affinité apparente des espèces, mais il y a aussi des exceptions (*Cucumis Melo* $\times$ *C. trigonus*, *Nicotiana glauca* $\times$ *N. Tabacum* sont fertiles tandis que *N. glauca* et *N. glutinosa*, classés dans la même section, donnent un hybride stérile par les étamines et l'ovaire).

IV. Physionomie des hybrides (voir p. 74 et 80).

V. Retour des hybrides aux types spécifiques (voir p. 77 et 80).

VI. Y-a-t-il des exceptions à la loi de retour des hybrides aux formes de leurs ascendants? Certains hybrides se fixent-ils et donnent-ils lieu à des espèces nouvelles?

D'après Regel, il y aurait des variétés constantes, de véritables espèces intermédiaires nées par hybridation dans les genres polymorphes du Saule, des Rosiers etc.; cette hypothèse n'est pas nécessaire. Naudin trouve une explication plus naturelle et plus probable du polymorphisme dans „la propriété inhérente à tous les organismes (au moins végétaux) de se modifier dans une certaine mesure suivant les influences du milieu où ils sont placés, en d'autres termes, dans la tendance innée qu'ont ce que nous appelons des espèces à se subdiviser en espèces secondaires“.

Quant à la fixation possible et définitive d'un hybride, Naudin la regarde comme douteuse, ne trouvant à l'appui de cette supposition que l'exemple de l'*Aegilops speltaeformis* Jord. dont l'origine et la nature sont mal connues.

VII. La distinction théorique entre les hybrides (croisements d'espèces) et les métis (croisements de variétés) n'est pas fondée, ou plutôt se ramène à celle des espèces et des variétés, d'où la définition de l'espèce d'après Naudin:

VIII. „Pour qu'il y ait espèce, il faut: 1° qu'il y ait pluralité d'individus semblables, c'est à dire un groupe, une collection;

2° que ce groupe ou cette collection d'individus contraste dans un degré quelconque avec d'autres groupes d'individus pareillement semblables entre-eux et pouvant être rapprochés les uns des autres par quelques points communs qui les rendent comparables;

L'espèce aura de la consistance et de la durée si la similitude des individus formant une collection spécifique se continue dans la série des générations successives.“

Il en résulte qu'il n'y a aucune différence qualitative entre les espèces, les races et les variétés; les contrastes sont de tous les degrés et la délimitation des espèces est entièrement facultative.

IX. L'hybridation artificielle peut fournir souvent un point de repère pour déterminer ce qu'il convient de distinguer comme espèce, mais il y a bien des cas aussi où cette méthode sera d'un faible secours ou impraticable; d'une manière générale, la distinction en espèces doit correspondre, d'après N., à une variation manifeste de croissance et de floraison de l'hybride obtenu par leur croisement. „Le trouble apporté dans la végétation du produit mixte est le signe indubitable d'une différence dans l'autonomie des deux formes parentes; donc ces formes doivent être tenues pour de bonnes espèces.“

Le Mémoire publié en 1863 dans les Annales des Sciences naturelles s'arrête à ce paragraphe; dans la publication plus

complète faite en 1865 dans les Nouvelles archives du Muséum. N. y a ajouté un dernier point:

X. „Les formes qualifiées espèce, race ou variété, sont-elles aussi anciennes les unes que les autres et sans connexion d'origine?“

Ce chapitre a un grand intérêt car N. le termine par la réimpression de ce qu'il avait écrit dès 1852 sous le titre *Considérations philosophiques sur l'espèce*, dont le texte a été donné dans le chapitre premier (p. 31). Voici une analyse très rapide des notions exposées dans ce paragraphe:

„Il ne peut y avoir de doute sur la propriété inhérente aux espèces naturelles de se subdiviser en formes secondaires, en variétés, ou, pour parler plus philosophiquement, en espèces de degré inférieur, qui acquièrent avec le temps, lorsqu'elles sont préservées de tout croisement avec les autres sous-espèces de même origine, toute la stabilité de caractères des espèces plus anciennes.“ Les preuves en sont fournies par les plantes cultivées (Blés, Vignes, Choux, Haricots, Courges) et surtout par celles d'introduction récente (Pomme de terre, Maïs, Dahlia, Reine-Marguerite).

Ce phénomène n'est pas limité aux espèces soumises à la culture; il se produit dans la nature sur une bien plus vaste échelle et les facteurs principaux de modification sont les agents naturels (sol, lumière, chaleur, météores atmosphériques, etc.).

„Je regarde donc, et en cela je suis d'accord avec la plupart des botanistes, toutes ces faibles espèces énumérées sous les noms de races et de variétés comme des formes dérivées d'un premier type spécifique, et ayant par conséquent une origine commune. Je vais plus loin: les espèces elles-mêmes les mieux caractérisées sont, pour moi, autant de formes secondaires relativement à un type plus ancien qui les contenait toutes virtuellement, comme elles-mêmes contiennent toutes les variétés auxquelles elles donnent naissance sous nos yeux, lorsque nous les soumettons à la culture.“

La question de l'espèce est connexe de celle de l'origine; si les espèces ont été créées telles quelles, c'est le *Système du surnaturel*; ou bien on reconnaît en elles un enchaînement, une succession dans un ordre logique. Or, ajoute N. „quelque varié qu'ils soient dans leurs formes, les êtres organisés ont entre eux de puissantes analogies. C'est en vertu de ces analogies que leur classement est possible en règnes, en classes, en familles, en genres, en espèces. Supprimez ces analogies, supposez autant de moules radicalement différents qu'il y a d'individualités dans la nature et toute possibilité de classement disparaîtra. Ce grand phénomène des analogies est-il susceptible d'explication? Oui, si l'on adopte le *Système de l'origine commune et de l'évolution des formes*“.

Telle était l'opinion décisive de Naudin en faveur du transformisme à une époque (1865) où, en France, les naturalistes les plus écoutés, Flourens et A. de Quatrefages, luttèrent contre l'extension de la doctrine darwinienne. Ils évitèrent de parler des belles expériences de leur compatriote.

Index bibliographique.

1902. *Bateson, W., and Saunders, E. R.*, Reports to the Evolution Committee of the Royal Society.
1907. *Biffen, R. H.*, The Hybridisation of Barleys. (Journ. Agric. Sci., t. II, p. 183.)
1907. *Blaringhem, L.*, Mutation et traumatismes. Paris. 248 p. et 8 pl.
- 1909 a. *Blaringhem, L.*, Parthénogénèse des végétaux supérieurs. (Bull. Scient. de la France et de la Belgique, t. 43, p. 113—170.)
- 1909 b. *Blaringhem, L.*, Remarques sur la parthénogénèse des végétaux supérieurs. (C. R. Séanc. Soc. biol. de Paris, t. 66, p. 507—508.)
- 1909 c. *Blaringhem, L.*, Disjonctions des caractères d'hybrides entre espèces affines d'Orges. (C. R. Séanc. Soc. biol. de Paris, t. 66, p. 633—639.)
- 1909 d. *Blaringhem, L.*, Sur les hybrides d'Orges et la loi de Mendel. (C. R. Ac. des Sc., Paris, t. 148, p. 854—857.)
1910. *Blaringhem, L.*, Les règles de *Naudin* et les lois de *Mendel* relatives à la disjonction des descendance hybrides. (C. R. Ac. des Sc., Paris, 9 janvier 1911, t. 152.)
1907. *Chapellier, A.*, voir *Mendel, G.*
1900. *Correns, C.*, Gregor Mendel's Versuche über Pflanzenhybriden und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen. (Bot. Zeit., t. 58, p. 230.)
- 1905 a. *Correns, C.*, Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse. (Jahrb. f. w. Bot., t. 41, p. 458—484.)
- 1905 b. *Correns, C.*, Gregor Mendel's Briefe an Carl Naegeli, 1866—1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendel's. (Abh. d. K. Sächs. Ges. d. W. math.-phys. Kl., t. 29, p. 187—265.)
1907. *Correns, C.*, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Leipzig.
1888. *Darwin, F.*, La vie et la correspondance de *Charles Darwin*, traduction *H. de Varigny*, 2 vol. Paris.
1863. *Duchartre*, Rapport sur la question de l'hybridité dans les végétaux mise au concours par l'Académie des Sciences en 1861. (Ann. Sc. nat. bot., 4ième Sér., t. 19, p. 124—134.)
1889. *Eimer, Th.*, Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena.
1898. *Eimer, Th.*, On Orthogenesis and the importance of natural selection in Species-forming.
1849. *Gaertner, C. F.*, Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung. Stuttgart.
1855. *Geoffroy St. Hilaire, E.*, Histoire Naturelle générale des Règnes organiques. Paris 1855—1861. 3 vol., inachevé.
1863. *Godron, A.*, Des hybrides végétaux considérés au point de vue de leur fécondité et de la perpétuité ou non-perpétuité de leurs caractères. (Ann. Sc. nat. bot., 4ième Sér., t. 19, p. 135—179.)

1878. *Godron, A.*, De l'hybridation dans le genre *Papaver*. (Revue d Sciences naturelles, t. 7, p. 165—186.)
- 1898—1901. *Goebel, K.*, Organographie der Pflanzen. Jena.
1909. *Johannsen, W.*, Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena.
- 1846—49. *Jordan, A.*, Observations sur plusieurs plantes nouvelles, rares ou critiques de la France. 7 fascicules.
1906. *Klebs, G.*, Über künstliche Metamorphosen. (Abh. der Naturf. Ges. zu Halle, t. 25.)
- 1761—66. *Koelreuter*, Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig.
1910. *Lock, R. H.*, Recent progress in the Study of Variation, Heredity, and Evolution. London. 2ième édit.
- 1906—08. *Lotsy, J. P.*, Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Bestätigung der botanischen Seite der Frage. Jena. 2 vol.
1892. *Mac Farlane, J. M.*, A comparaison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents and its bearing on biological problems. (Trans. Roy. Soc. Edinburgh, t. 37.)
1902. *Massart, J.*, Sur la pollination sans fécondation. (Bull. Jard. bot. de l'État, Bruxelles.)
1865. *Mendel, Gregor*, Versuche über Pflanzenhybriden. (Verhandl. Naturf. Ver. in Brünn, t. 10. — réimprimé dans Flora, 1901, et dans Ostwald's Klassiker, No. 121; traduction anglaise dans Journ. Roy. Hort. Soc., London 1901, t. 26; traduction française par *A. Chapellier* dans Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique, 1907, t. 41.)
1884. *Naegeli, C.*, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München.
- 1840—1893. *Naudin, Ch.*, voir p. 90—93 de ce mémoire.
1898. *Naudin, Ch.*, Réflexions au sujet d'une plante hybride extraordinaire de la famille des Campanulacées. (Bull. Soc. nat. d'Acclimatation de France, t. 49, p. 177.)
1891. *Rimpau, W.*, Kreuzungsprodukte der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. (Landw. Jahrbuch. 1891.)
1826. *Sageret*, Considérations sur la production des Hybrides, des Variantes et des Variétés en général, et sur celles des Cucurbitacées en particulier. (Ann. Sc. natur., 1ième Sér., t. 8, p. 294—314.)
1902. *Saunders, Miss E. R.*, voir *Bateson*.
1910. *Shull, G. H.*, Inheritance of sex in *Lychnis*. (Bot. Gaz., t. 49, p. 110—125.)
1910. *Strasburger, E.*, Über geschlechtbestimmende Ursachen. (Jahrb. f. wiss. Bot., t. 48, p. 427—520.)
1900. *Tschermak, E.*, Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. (Zeitschrift f. d. landw. Versuchsw. in Österr., t. 3.)
1906. *Tschermak, E.*, Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung. (Résultats sci. du Congrès intern. Bot., Vienne.)
1859. *Vilmorin, L.*, Note sur un projet ayant pour but de créer une race d'Ajone sans épines se reproduisant de graines. (Bull. Soc. ind. d'Angers, octobre 1851, p. 253, et reproduit par Revue horticole, 1852, 4ième Sér., t. 1, p. 22—29.)
1859. *Vilmorin, L.*, Amélioration des plantes par le semis, Paris.
1900. *de Vries, H.*, Sur la loi de disjonction des hybrides. (C. R. Ac. des Sc., Paris, 26 mars, t. 130.)
- 1901—03. *de Vries, H.*, Die Mutationstheorie. 2 vol. Leipzig.
1905. *de Vries, H.*, Species and Varieties, their Origin by Mutation, Chicago; traduction française sur la 2ième édition par *L. Blaringhem* chez Alcan, Paris.

La Biologie des Urédinales

(État actuel de la question)

par

René Maire.

Sommaire.

	page
I. L'évolution individuelle et la sexualité chez les Urédinales .	110
1. L'évolution nucléaire chez les Urédinales complètes	111
2. L'évolution nucléaire chez les Urédinales incomplètes	115
3. Origine des Urédinales et de leur sexualité	118
II. Rapports des Urédinales avec leurs hôtes et avec le milieu	119
A. Types de développement des Urédinales	120
B. Rôle biologique des diverses formes de fructification	124
C. Dissémination et infection	126
1. Dissémination des Spores	126
a) Spermaties	126
b) Ecidiospores	126
c) Urédospores	127
d) Téléutospores	127
e) Basidiospores (sporidies)	127
2. Germination des spores	128
a) Spermaties	128
b) Ecidiospores et urédospores	129
c) Téléutospores	131
3. Inoculation et infection	132
4. Réceptivité et immunité	133
5. Conservation et dissémination sans spores	136
a) Mycéliums pérennants	136
b) Théorie du mycoplasma	137
D. Choix des hôtes par les Urédinales	143
1. Recherche des hôtes chez les Urédinales hétéroxènes	143
2. Pléophagie et spécialisation	144
a) Spécialisation: espèces biologiques et formes spéciales	144
b) Valeur de la spécialisation	145
c) Pléophagie	146

	page
E. Origine des espèces chez les Urédinales	147
a) Origine des caractères morphologiques	147
b) Origine des types de développement	148
c) Origine de la spécialisation	150
F. Origine de l'hétéroxénie	153
G. Action des Urédinales sur leurs hôtes	155
a) Actions morphogènes	155
b) Actions physiologiques	156
H. Rapports des Urédinales avec le milieu extérieur. Leur distribution géographique	157
III. Conclusion	159

L'ordre des Urédinales, entièrement composé de parasites des plantes supérieures, a été l'objet de nombreuses recherches, qui, en un demi-siècle, ont fait de ce groupe un des mieux connus au point de vue biologique, et qui ont parfois contribué à éclairer certaines questions de biologie générale. Ces travaux, disséminés çà et là, ont été en grande partie résumés en 1904, dans le magistral ouvrage de Klebahn, *Die wirtwechselnden Rostpilze*. Toutefois cet ouvrage ne traite qu'une partie de la question, et il la traite en détail; d'autre part quelques résultats nouveaux ont été obtenus depuis sa publication. Il nous a donc paru qu'il n'était pas inutile de résumer brièvement les principaux résultats acquis et les principaux problèmes posés dans les diverses branches de la Biologie des Urédinales. Nous exposerons tout d'abord ce que l'on sait de l'évolution individuelle des Urédinales considérées indépendamment de leurs hôtes, puis nous examinerons les rapports de ces parasites avec leurs hôtes et avec le milieu extérieur.

I. L'évolution individuelle et la sexualité chez les Urédinales.

La notion du polymorphisme chez les Urédinales est depuis bien longtemps entrée dans la science. Tout étudiant sait aujourd'hui qu'une Urédinale complète développe successivement des spermogonies, des écidies, des urédos et enfin des téléutosores; il sait aussi que l'Urédinale peut être incomplète et ne produire qu'une ou quelques unes de ces formes de fructification, que nos ancêtres considéraient comme appartenant à des champignons distincts. Les recherches déjà anciennes de De Bary nous ont également appris qu'il y a chez ces champignons, lorsqu'ils sont complets, une alternance de génés-

rations; qu'à un stade écidien, dont le mycélium ne peut normalement produire que des spermaties et des écidiospores, succède un stade téléutosporifère, dont le mycélium, issu d'une écidiospore, ne peut porter que des urédospores et des téléutospores.

Les progrès récents de nos connaissances sur l'évolution individuelle des Urédinales résultent surtout des investigations cytologiques. Les noyaux des Urédinales sont souvent, comme ceux de la plupart des champignons, difficiles à distinguer sur le vivant; on ne les aperçoit guère, et encore sans détails, que lorsqu'ils sont gros et tranchent par leur transparence au milieu d'un protoplasma bourré d'inclusions, par exemple dans les téléutospores. Aussi leur étude n'a-t-elle pu faire de progrès qu'à la suite de la découverte des méthodes de fixation et de coloration. Nous allons résumer les résultats obtenus chez les Urédinales complètes, et nous étudierons ensuite les formes incomplètes.

1. L'évolution nucléaire chez les Urédinales complètes.

Les premières recherches sur ce sujet sont restées fragmentaires pendant une dizaine d'années; nous n'insisterons pas sur ces premiers essais, dont on trouvera le résumé dans les travaux de Sappin-Trouffy (1896) et Maire (1902). Ce sont les recherches de Poirault et Raciborski (1895), et surtout celles de Sappin-Trouffy (1896), confirmées par celles de Maire (1902), qui ont permis d'établir le schéma général de l'évolution nucléaire d'une Urédinale complète, schéma qui peut se résumer comme suit.

La basidiospore (sporidie), uninucléée, donne naissance à un mycélium formé de cellules uninucléées. Sur ce mycélium se développent les spermogonies, où se forment des spermaties uninucléées, et les écidies. Le mycélium sous-écidien est formé de cellules uninucléées, mais dans certaines cellules de ce mycélium il se produit une association de noyaux, donnant naissance à des cellules binucléées. Ces cellules binucléées donnent les styles, organes producteurs des écidiospores. Les deux noyaux des styles, quoique morphologiquement distincts, sont intimement associés et se divisent toujours synergiquement; ils constituent une unité désignée sous le nom de synkaryon. Les cellules-mères des écidiospores, puis les écidiospores et les cellules intermédiaires, formées aux dépens des styles, possèdent donc chacune un synkaryon.

L'écidiospore donne naissance à un nouveau mycélium, formé de cellules contenant chacune un synkaryon; sur ce mycélium naissent des urédospores, également synkaryonnées, et des téléutospores, qui dans leur jeunesse, renferment dans chacune de leurs cellules un

synkaryon. Mais dans la téléutospore adulte, les deux noyaux composant chaque synkaryon se fusionnent (mixie) en un gros noyau qui, à la germination de la téléutospore, subit deux divisions réductrices, de sorte que chaque basidiospore reçoit un noyau haploïde.

Mais les interprétations de ces faits différaient. Pour Dangeard et Sappin-Trouffy, la fusion de noyaux dans la téléutospore est une fécondation, et la lignée de synkaryons un processus destiné à diminuer la parenté des noyaux-gamètes. La nécessité de ce processus n'apparaît plus guère de nos jours, où nous connaissons de nombreux cas d'autogamie. Pour d'autres botanistes, en particulier Wager (1899) la fusion nucléaire de la téléutospore serait un simple phénomène végétatif. Cette opinion était surtout basée sur la croyance à l'existence de fusions multiples chez les Basidiomycètes, et n'a plus guère compté de partisans du jour où nous avons montré (Maire, 1900–1901) l'inexistence de ces fusions multiples, ce qui a été confirmé par Ruhlmann (1901) et par tous les auteurs plus récents.

Une troisième interprétation a été ébauchée par Vuillemin (1898), puis retrouvée indépendamment par nous et étayée sur l'étude comparative des Urédinales et des autres Basidiomycètes (Maire, 1900), et enfin retrouvée encore, indépendamment de nos travaux, par Lotsy: „so daß derselbe Gedanke wieder einmal in verschiedenen Köpfen entstanden ist“. ¹⁾ Dans cette interprétation, que presque tous les botanistes admettent aujourd'hui, le synkaryon, c'est à dire le complexe de deux noyaux que l'on trouve dans toutes les cellules de l'Urédinale depuis les styles écidien jusqu'à la jeune téléutospore, correspond au noyau à $2n$ chromosomes des plantes supérieures, et la karyogamie qui se produit dans la téléutospore est un phénomène dépendant de la méiose ou réduction chromatique.

Il y a donc chez les Urédinales une alternance régulière de phases, semblables à celles des végétaux supérieurs, la haplophase étant caractérisée par des cellules uninucléées, la diplophase par des cellules synkaryonnées. Cette alternance de phases correspond à peu près à l'alternance des stades chez les Urédinales complètes, mais la diplophase empiète légèrement sur le stade écidien. ²⁾ Chez les Urédinales incomplètes nous verrons que l'alternance de phases peut exister à l'intérieur d'un seul et même stade. Le seul phénomène comparable à la fécondation, dans tous ces cas, est la formation du synkaryon.

¹⁾ Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, 1907, p. III.

²⁾ Le terme d'alternance de générations pouvant prêter à des confusions chez les Urédinales incomplètes où il n'y a pas toujours concordance entre l'alternance de la haplophase et de la diplophase et celle de mycéliums distincts, nous avons préféré employer les termes d'alternance de stades et alternance de phases, le premier s'appliquant aux stades écidien et téléutospore, le second aux phases uninucléée et synkaryonnée.

Cette interprétation n'a pas tardé à recevoir d'éclatantes confirmations. Le mode de formation du synkaryon est, chez beaucoup de types, fort difficile à débrouiller; aussi manquait-on de données précises à ce sujet, lorsque Blackman (1904), et surtout Christman (1905) ont pu, grâce à l'étude d'espèces favorables, l'éclairer d'une vive lumière, en mettant en évidence de véritables phénomènes de copulation.

Blackman a montré, en effet, que, chez le *Phragmidium violaceum*, les jeunes écidies présentent, au dessus d'un stroma mycélien à cellules uninucléées, des filaments dressés, formés d'une cellule supérieure uninucléée stérile, et d'une cellule inférieure également uninucléée fertile. Il considère la cellule stérile comme un trichogyne rudimentaire, et la cellule fertile comme une oosphère. Il y a copulation de ces oosphères avec les cellules sous-jacentes. Le noyau d'une de ces cellules émigre dans l'oosphère, avec tout ou partie de son cytoplasma. Il y a donc formation hétérogamique d'une sorte d'œuf binucléé. Les deux noyaux ainsi associés constituent le premier synkaryon, l'œuf le premier synkaryocyte. Les synkaryocytes primaires ainsi formés s'allongent et forment les styles sur lesquels se développent les chaînettes d'écidiospores.

Christman observe, chez *Phragmidium speciosum*, un processus assez différent. Il y a, comme chez *P. violaceum*, formation d'oosphères surmontées de cellules stériles, mais ici les oosphères se fusionnent deux à deux par leur extrémité supérieure, formant ainsi isogamiquement une sorte de zygote binucléé, qui semble porté sur deux pieds. Ces zygotes constituent les synkaryocytes primaires; ils s'allongent pour donner les styles.

D'autre part Blackman et Christman s'accordent pour considérer les spermaties produites dans les spermogonies (écidioles, pycnides) comme des gamètes mâles devenus non fonctionnels. Cette interprétation trouve sa justification dans leur structure et dans leur faculté germinative extrêmement restreinte.

Blackman et Christman ont encore observé la formation du synkaryon chez un certain nombre d'Urédinales: c'est ainsi que Blackman et Fraser (1906) constatent l'existence d'une copulation hétérogamique chez *Uromyces Poae* et celle d'une copulation isogamique, entre oosphères chez *Melampsora Rostrupii*, entre cellules végétatives chez *Puccinia Poarum*; Christman (1907) retrouve de son côté la copulation isogamique chez *Phragmidium Potentillae-canadensis* (urédo primaire), chez *Puccinia Peckiana*, et il décrit dans le mycélium diploïde de *Puccinia Podophylli* des migrations nucléaires analogues à celles figurées par Blackman, qu'il considère comme des phénomènes anormaux et même pathologiques. Il pense que ces migrations peuvent

expliquer l'existence de téléutospores jeunes à 3 ou 4 noyaux, anomalie assez fréquente.

Nous avons nous-même, en examinant à nouveau des préparations de *Puccinia Bunii*, constaté que le synkaryocyte primaire paraît s'y former par fusion isogamique de deux cellules, mais les cellules sont tellement intriquées dans cette espèce, qu'il est très difficile de voir nettement la copulation.

Olive (1908) étudie une série d'Urédinales, où il retrouve le plus souvent la conjugaison isogamique décrite par Christman (*Triphragmium Ulmariae*, *Puccinia Peckiana*, *Phragmidium Potentillae-canadensis*, *Puccinia elegans*). Toutefois il remarque que dans certains cas il y a des différences entre les gamètes, et que souvent il semble se produire une copulation entre deux cellules d'âge différent, dont l'une a déjà détaché sa cellule stérile, tandis que l'autre est encore indivise. Il remarque également que dans certains cas les cellules copulantes ne s'abouchent que par un pore étroit, et que dans ces cas on observe des migrations nucléaires analogues à celles décrites par Blackman.

Un récent travail de Kurssanow (1910) confirme l'existence de fusions cellulaires isogamiques chez *Puccinia Peckiana*. Il trouve dans cette espèce quelques cas de migrations nucléaires qu'il interprète avec Christman comme des phénomènes pathologiques. Il rencontre aussi quelques cas de copulation entre cellules pourvue et dépourvue de cellule stérile, mais il interprète ce fait autrement qu'Olive: pour lui la cellule copulante dépourvue de cellule stérile en a possédé une, mais celle-ci s'est détachée de bonne heure. Kurssanow n'admet donc pas de transitions entre l'isogamie de Christman et l'hétérogamie de Blackman; il critique aussi l'interprétation de la cellule stérile comme trichogyne, interprétation qui est en effet extrêmement hypothétique.

En définitive il est aujourd'hui bien établi que dans beaucoup d'Urédinales possédant une forme écidienne, il y a, au début de la formation de l'écidie, des fusions de cellules, des cytogamies non suivies de karyogamies, donnant naissance aux premiers synkaryocytes. La formation du synkaryon résulte donc d'un phénomène sexuel, absolument comparable à une fécondation. Le plus ou moins d'isogamie ou d'hétérogamie de cette cytogamie ne nous paraît pas être une question de grande importance: des gamètes aussi peu différenciés que le sont les plus belles cellules copulantes des Urédinales sont bien voisins des cellules végétatives, et l'on conçoit très bien tous les passages entre leurs deux types de copulation; on conçoit même que ce processus de cytogamie arrive à se réduire à une simple autogamie par union de deux cellules-sœurs avant la formation de la cloison séparatrice, phénomène qui existe certainement chez les

Basidiomycètes, et que Sappin-Trouffy et nous-même avons cru observer autrefois chez quelques Urédinales¹⁾, où des recherches ultérieures permettront peut-être de le retrouver.

La sexualité actuelle des Urédinales paraît être un phénomène de remplacement, une suppléance d'une sexualité primitive perdue, qui comportait des gamètes mâles (les spermaties) et des gamètes femelles plus ou moins différenciés. Les spermaties sont devenues non fonctionnelles et les cytogamies qui se produisent dans les ébauches des écidies remplaceraient une fécondation analogue à celle des Rhodophycées.²⁾

2. L'évolution nucléaire chez les Urédinales incomplètes.

On sait que beaucoup d'Urédinales sont incomplètes, c'est à dire manquent d'une ou plusieurs formes de fructification. On désigne ordinairement, pour abrégé, les formes de fructification de la façon suivante: 0, spermogonies; I, écidies; II, urédos; III, téléutosores. La présence ou l'absence de ces diverses formes permet de répartir les Urédinales incomplètes entre les types suivants:

- 1° Cata-Urédinales — I II III (*Puccinia Angelicae-Bistortae*,
P. uliginosa).
- 2° Brachy-Urédinales — 0 II III (*Puccinia suaveolens*).
- 3° Hypo-Urédinales — 0 III (*Puccinia Liliacearum*).
- 4° Opsi-Urédinales — 0 I III (*Gymnosporangium Sabinae*).
- 5° Catopsi-Urédinales — I III (*Calypsotheca Goeppertiana*).
- 6° Héli-Urédinales — II III (*Uromyces Ficariae*).
- 7° Micro-Urédinales — III (*Puccinia Malvacearum*, *Betonicae*).
- 8° Endo-Urédinales — 0 I (*Endophyllum Sempervivi*).
- 9° Pyro-Uredinales — II (*Uredo alpestris*).

Les Urédinales complètes constituent le type Eu-Urédinale — 0 I II III.

L'évolution nucléaire des Urédinales incomplètes est connue dans quelques cas. Ainsi chez *Puccinia Liliacearum*, une Hypo-Urédinale,

¹⁾ En particulier chez *Puccinia Liliacearum*.

²⁾ Richards (1896) a même décrit chez l'*Uromyces Caladii* une grosse hyphe qui se formerait à la base de la jeune écidie, et donnerait naissance à de courtes branches, au sommet desquelles se formeraient les styles. Cette grosse hyphe a été comparée par Christman (1905) à une branche carpogoniale; mais cet auteur ne l'a pas retrouvée dans l'*Uromyces Caladii*, et d'autre part les observations de Richards sont certainement inexactes au point de vue cytologique, de sorte qu'il est difficile de les invoquer comme argument. Il est également impossible d'utiliser un travail de Massee (1888) décrivant l'écidie comme dérivée de la fusion unique d'un oogone et d'une anthéridie, la description cet auteur étant par trop fantaisiste.

le mycélium et les spermogonies présentent des cellules uninucléées jusqu'au stroma du téléutosore, dans lequel on voit apparaître des synkaryocytes, dont chacun donne naissance, après un petit nombre de divisions, aux téléutospores. La diplophase est donc ici extrêmement réduite. Il en est de même chez *P. Malvacearum* et *elegans*, deux Micro-Urédinales. Dans la dernière espèce, Olive a pu voir les synkaryocytes primaires se former par cytogamie.

Chez l'*Uromyces Ficariae* (Hémi-Urédinale), le mycélium est formé de cellules uninucléées, et les synkaryocytes apparaissent seulement dans le stroma sur lequel se développent les urédospores et les téléutospores mélangées dans les mêmes sores. Dans les *Gymnosporangium* et chez le *Puccinia Bunii* (Opsii-Urédinales) la formation des synkaryocytes se produit normalement à la base de l'écidie; le mycélium issu des écidiospores est formé de synkaryocytes, il ne produit pas d'urédospores, mais seulement des téléutospores. Chez le *Phragmidium Potentillae-canadensis* (Brachy-Urédinale), Christman (1907) a montré que le mycélium produisant les spermogonies et les urédos primaires est formé de cellules uninucléées. Ces synkaryocytes se forment par copulation de deux cellules semblables dans le stroma de l'urédo primaire, et chaque synkaryocyte donne immédiatement naissance à une ou plusieurs urédospores avec leurs pieds. La germination de ces urédospores primaires donne naissance à un mycélium formé de synkaryocytes, qui porte des urédos secondaires et des téléutosomes.

Dans cette espèce l'urédo primaire est donc l'homologue de l'écidie; c'est une écidie du type *Caeoma*, modifiée par la réduction de la chaînette d'écidiospores à deux éléments (l'urédospore primaire, homologue de l'écidiospore, et le pied, homologue de la cellule intermédiaire), réduction qui résulte d'ailleurs de la substitution du bourgeonnement latéral subterminal au bourgeonnement apical. Il est probable que la plupart des autres Brachy-Urédinales se comportent comme celle-ci, et que l'urédo primaire leur tient lieu d'écidies (*Puccinia Orcoselinii*, *suaveolens*, etc.). Dans ce cas les Brachy-Urédinales ne mériteraient par d'être séparées des Eu-Urédinales, la structure de leurs écidies n'étant pas un caractère suffisant pour les distinguer, alors qu'on connaît des urédos secondaires ayant une structure nettement écidienne.

Une Urédinale dont la cytologie serait fort intéressante à connaître est le *Puccinia graminella* (Catopsi-Urédinale), qui d'après Dietel forme ses téléutosomes sur le même mycélium que ses écidies. Il serait intéressant de savoir si, outre la formation des synkaryocytes normaux de la base de l'écidie, il s'en forme d'autres à la base des téléutospores, ou si les synkaryocytes normaux se ramifient latéralement pour donner le mycélium téléutosporeux.

Dans les *Endophyllum* (Endo-Urédinales), il y a formation normale de synkaryocytes à la base de l'écidie. L'écidiospore est un synkaryocyte, mais au lieu de donner naissance à un mycélium formé de synkaryocytes, elle germe en produisant un promycélium basidiforme et des sporidies uninucléées. Dans ce processus les éléments du synkaryon, au lieu de se fusionner (mixie des jeunes téléutospores), se séparent, soit par simple cloisonnement (*End. Euphorbiae-silvaticae*, Sappin-Trouffy, 1896; *E. Sempervivi*, Maire, 1900), soit par dégénérescence de l'un d'eux (*E. Valerianae-tuberosae*, Maire, 1900). Les sporidies donnent à nouveau un mycélium à cellules uninucléées. Il y a donc chez les Endo-Urédinales apomixie. Nous avons expliqué (Maire, 1900, 1902) ces phénomènes en montrant que les *Endophyllum* représentent des formes écidienne, devenues isolées, d'Urédinales primitivement hétéroxènes; ces Urédinales sont arrivées, à la suite d'une mutation probablement, à se passer de l'hôte du stade téléutospore. L'apomixie des *Endophyllum* représente le dernier terme de la réduction de la sexualité chez les Urédinales: la fécondation prenant de plus en plus figure de phénomène végétatif, le synkaryon arrive à perdre son individualité et à se dissocier par un phénomène purement végétatif.

On manque encore de renseignements sur les Pyro-Urédinales. Comme ces parasites paraissent être d'anciennes Urédinales hétéroxènes, se propageant en toute saison par leurs urédospores, et ayant en conséquence perdu leurs téléutospores et leurs écidies, il est très probable qu'elles présentent pendant toute leur vie un mycélium à synkaryocytes, et qu'elles sont ainsi réduites à la diplophase. Elles seraient alors entièrement comparables à un sporophyte de plante supérieure se multipliant uniquement par voie végétative (*Acorus*, *Allium*, *Alchemilla*, etc.).

On manque aussi de données cytologiques sur quelques Urédinales qui possèdent plusieurs stades écidien successifs, comme *Puccinia Senecionis*, *Uromyces Ervi*, etc. (Dietel, 1893). Toutefois il semble qu'elles doivent se comporter comme les *Coleosporium* et les *Chrysomyza*, où l'urédo présente la structure d'un *Caeoma*, c'est à dire d'une forme écidienne, bien que développé sur un mycélium à synkaryocytes (Poirault et Raciborski, 1895). Il est à remarquer d'ailleurs que dans toutes les espèces qui présentent cette particularité, les urédos manquent totalement, sauf dans l'*Uromyces Ervi*, où ils sont toutefois très réduits.

Lotsy (1907) indique toute une série de possibilités dans l'évolution nucléaire des Urédinales incomplètes. Il conçoit l'existence d'écidiospores, d'urédospores et de téléutospores haploïdes. C'est là une pure vue de l'esprit, qu'aucun fait ne confirme jusqu'à présent.

L'avenir nous montrera si ces déviations de l'évolution nucléaire normale existent réellement.

En résumé il y a le plus souvent, chez les Urédinales incomplètes, réduction de la diplophase, mais cette-ci ne disparaît complètement dans aucun des cas étudiés jusqu'ici: il n'y a donc jamais apogamie absolue, soit parthénogénèse, mais il peut y avoir apomixie.

3. Origine des Urédinales et de leur sexualité.

Pendant longtemps on a rapproché les Urédinales des Ascomycètes, puis l'homologie du promycélium et de la protobaside des Auriculariales ayant été reconnue, la plupart des auteurs les ont considérées comme des Basidiomycètes.

Cette manière de voir a été confirmée par les découvertes cytologiques, qui ont montré l'identité de l'évolution nucléaire dans ces deux groupes. Mais si aujourd'hui tout le monde est d'accord pour placer les Urédinales à côté des Basidiomycètes ou même parmi ceux-ci, l'origine à leur attribuer est très controversée.

Pour Brefeld et Dangeard les Urédinales et les Basidiomycètes dériveraient des Phycomycètes. Cette opinion a contre elle les différences profondes d'organisation, qui existent entre ces groupes de champignons, et de plus elle n'explique pas aisément la présence des spermogonies.

Pour De Bary au contraire l'origine des Urédinales devait être recherchée chez les Ascomycètes, et pour Blackman et Lotsy, elle remonterait aux Rhodophycées. Ces deux dernières opinions sont assez peu différentes si l'on admet, avec Harper, Fraser, Lotsy, et d'autres encore, que les Ascomycètes dérivent des Rhodophycées.

Pour nous les Basidiomycètes et les Urédinales ont une origine commune, qui doit être recherchée au niveau des ancêtres des Ascomycètes actuels. Les Urédinales ont, comme certains Ascomycètes, gardé les spermogonies, organes mâles devenus non fonctionnels et parfois plus ou moins adaptés au rôle de conceptacles conidiens. Les Basidiomycètes n'ont pas de spermogonies, mais ils présentent encore assez souvent sur leur mycélium haploïde, des conidies oïdiales très petites, qui pourraient peut-être représenter aussi d'anciens organes mâles; on peut toutefois affirmer que le plus grand nombre d'entre eux a perdu toute trace de la sexualité primitive. Chez les Ascomycètes il y a eu tendance, à la suite de la perte de la sexualité primitive, à la formation d'un synkaryon, mais le synkaryon n'y a pas pris une grande importance, et la majeure partie de l'individu

est restée haploïde (*Gnomonia erythrostoma*, Brooks, 1910). Chez les Urédinales et chez les Basidiomycètes au contraire, le synkaryon a pris une importance considérable, et la diplophase est arrivée à dominer dans l'évolution individuelle de la majorité des types.

L'Urédinale primitive devait féconder au moyen de ses spermaties des oosphères groupées, et sur ces oosphères devait se développer un appareil sporifère très simple, analogue à un ascocarpe très primitif, où les spores, au lieu d'être endogènes comme chez les Ascomycètes, étaient devenues exogènes et plus ou moins analogues aux basidiospores actuelles. La perte de cette sexualité primitive a été compensée par la formation du synkaryon résultant de la copulation de deux oosphères ou de deux cellules végétatives, puis le cycle a été allongé par l'intercalation, dans la diplophase, de toute une série de formes conidiennes, écidiospores et urédospores, dont le rôle est d'assurer une dissémination intensive du parasite. En somme, l'Urédinale primitive devait être très voisine du type Hypo-Urédinale, et nous sommes à peu près d'accord, à ce point de vue, avec Christman (1907), qui considère comme les plus anciennes les Micro-Urédinales, dans lesquelles il inclut nos Hypo-Urédinales.

II. Rapports des Urédinales avec leurs hôtes et avec le milieu.

Les Urédinales constituent le type des parasites obligatoires: on n'a encore jamais réussi à les cultiver en milieu artificiel, ce qui d'ailleurs ne veut pas dire qu'on n'y arrivera pas quelque jour. Il est donc impossible, pour l'instant, de séparer l'étude des rapports de ces champignons avec leur hôte et celle de leurs relations avec le milieu extérieur.

Depuis que De Bary (1865) a démontré la nécessité de deux hôtes pour le développement complet du *Puccinia graminis*, de très nombreuses Urédinales ont été étudiées à ce point de vue. On a constaté que beaucoup d'autres espèces ont également besoin de deux hôtes; mais il a été aussi démontré que certaines accomplissent tout leur développement sur une seule plante nourricière. Ces notions sont devenues classiques, et il n'est pas aujourd'hui un étudiant auquel ces deux modes de vie soient inconnus. Les espèces passant d'un hôte à un autre ont été longtemps nommées hétéroïques, tandis que les espèces qui se contentent d'un seul hôte étaient désignées sous le nom d'autoïques. Récemment Vuillemin (1910) a proposé de remplacer les mots „hétéroïque“ et „autoïque“ par ceux mieux appro-

priés d'„hétéroxène“ et „autoxène“. Ces mots étant employés par les zoologistes pour désigner des parasites se comportant comme les Urédinales, il y a tout avantage à les adopter, pour unifier la terminologie de la Biologie générale.

La démonstration par De Bary de l'existence de l'hétéroxénie a été, avons-nous dit, le point de départ de nombreuses recherches biologiques sur les Urédinales. Les mycologues ont cherché les relations pouvant exister entre les formes incomplètes rencontrées un peu partout (stades écidien isolés et stades téléutosporifères et urédosporifères non accompagnés d'écidies). Au début les recherches ont été guidées à peu près uniquement par l'observation des parasites dans la nature: on trouve en effet parfois de véritables expériences naturelles d'infection qui permettent, lorsque les conditions sont favorables, de reconnaître avec une quasi-certitude la parenté d'un stade écidien et d'un stade téléutosporifère. Des expériences d'infection artificielle, basées sur ces observations, ou faites en tâtonnant, ont permis de reconnaître avec certitude de nombreux cas d'hétéroxénie et d'autoxénie, et d'affirmer le raccourcissement du développement dans certains types.

Mais, au fur et à mesure que ces études se sont multipliées, notre connaissance des modes de vie des Urédinales et de leurs rapports avec leurs hôtes s'est étendue, des résultats plus généraux se sont dégagés de la masse des faits, en même temps que de nombreux problèmes se posaient.

Cette seconde partie de notre étude a pour but de passer en revue, aussi brièvement que possible, les principaux de ces résultats et de ces problèmes. Nous pouvons les classer sous huit rubriques: types de développement, rôle biologique des diverses formes de fructification, dissémination et infection, choix des hôtes, origine des espèces, origine de l'hétéroxénie, action sur les hôtes, rapports avec le milieu extérieur.

A. Types de développement des Urédinales.

Nous avons vu dans la première partie de cette étude que les Urédinales considérées indépendamment de leurs hôtes présentent neuf types d'évolution individuelle. Si l'on fait intervenir le parasitisme, et par conséquent l'autoxénie et l'hétéroxénie, on obtient 14 types de développement. Schröter divisait notre groupe Micro-Urédinales en deux types: le type Micro proprement dit, dans lequel les téléutospores ne germent qu'après une période de repos, et un type Lepto, dans lequel elles germent immédiatement. Si l'on fait intervenir cette considération pour le groupe Micro, il n'y a aucune

raison pour ne pas la faire intervenir également dans les autres groupes.

Comme d'autre part il n'y a pas toujours de distinction tranchée entre les formes à téléutospores germant immédiatement et celles qui ne germent qu'après un temps de repos, reliées qu'elles sont par des formes telles que le *Puccinia Malvacearum* où la germination est immédiate ou retardée selon les conditions du milieu, nous pensons qu'il n'y a pas lieu de maintenir le type Lepto. On pourra simplement distinguer dans chaque type un sous-type Lepto.

Les 14 types que nous distinguons sont les suivants.

(<i>Puccinia Violae</i> , sous-type Lepto:		
<i>Zaghouania Phillyreae</i>)	Auto-	} Eu-Urédinales.
(<i>P. graminis</i> ; sous-type Lepto: <i>Coleosporium</i>		
<i>Senecionis</i>)	Hétéro-	
?	Auto-	} Cata-Urédinales.
(<i>Puccinia uliginosa</i>)	Hétéro-	
(<i>Puccinia suaveolens</i>)	(Auto-)	Brachy-Urédinales.
(<i>P. Liliacearum</i>)	(Auto-)	Hypo-Urédinales.
(<i>P. Bunii</i>)	Auto-	} Opsi-Urédinales.
(sous-type Lepto: <i>Gymnosporangium Sabinae</i>)	Hétéro-	
(<i>Melampsora Hypericorum</i>)	Auto-	} Catopsi-Urédinales.
?	Hétéro-	
(<i>Uromyces Ficariae</i>)	(Auto-)	Hémi-Urédinales.
(<i>Puccinia Betonicae</i> ; sous-type Lepto:		
<i>P. Malvacearum</i>)	(Auto-)	Micro-Urédinales.
(<i>Endophyllum Sempervivi</i>)	(Auto-)	Endo-Urédinales.
(<i>Uredo alpestris</i>)	(Auto-)	Pyro-Urédinales.

Parmi les quatorze types ci-dessus, deux sont encore inconnus: ce sont les types Auto-Cata-Urédinale et Hétéro-Catopsi-Urédinale. Le sous-type Lepto n'est encore connu que dans quatre types: Hétéro-Eu-Urédinales, Auto-Eu-Urédinales, Hétéro-Opsi-Urédinales, Micro-Urédinales.

Dans tous les types présentant à la fois des écidiospores et des téléutospores, que l'Urédinale soit hétéroxène ou autoxène, l'alternance normale des formes de fructification est la suivante. Les basidiospores ne peuvent infecter que l'hôte des écidies, sur lequel elles donnent uniquement un mycélium à spermogonies et à écidies (haploïde); les écidiospores ne peuvent infecter que l'hôte des téléutospores, sur lequel elles ne peuvent donner qu'un mycélium à urédos et à téléutospores (diploïde). La seule différence entre les autoxènes et les hétéroxènes est que chez les premières l'hôte téléutospérifère est de même espèce ou même de même individu que l'hôte écidien, alors que chez les seconds les deux hôtes sont spécifiquement différents.

Cette alternance normale des stades chez les Urédinales peut présenter des déviations. Tout d'abord nous avons vu qu'un grand nombre de types de développement ne comportent pas cette alternance, ce qui le plus souvent ne les empêche d'ailleurs pas de présenter une alternance de phases. Dans ces types la basidiospore produit directement un mycélium téléotosporifère, l'écidiospore un mycélium écidiosporifère, et l'urédospore un mycélium urédosporifère. Nous n'insisterons pas sur ces sortes de déviations, que nous avons décrites comme types de développement.

Mais à l'intérieur de nos types de développement, on a décrit des déviations moins essentielles, parfois inconstantes à l'intérieur d'une même espèce.

Chez les Urédinales autoxènes il y a quelques exemples de cette sorte de déviations. Barclay (1891) a montré en effet que, chez l'*Uromyces Cunninghamianus*, les écidiospores peuvent donner naissance à un nouveau mycélium écidio-gène; Dietel (1893, 1895) a constaté des faits analogues chez *Uromyces Ervi*, *U. Behenis*, *U. Scrofulariae*, *Puccinia Senecionis*, *P. Valerianae*; Bandi (1903) a observé le même redoublement du stade écidien chez *Phragmidium subcorticium*. L'étude cytologique de ces déviations n'a pas été faite: elle montrerait sans doute que ces écidies de seconde génération sont issus d'un mycélium diploïde et qu'elles sont comparables aux urédosores des *Coleosporium* et *Chrysomyxa*, qui ont la structure de véritables *Caeoma*, c'est à dire de formes écidiennes sans péricidium. Il faut d'ailleurs remarquer que la plupart des espèces chez lesquelles s'observe le redoublement écidien manquent d'urédospires, de sorte que les écidies de seconde génération représentent chez elles les urédosores; toutefois il n'en est pas ainsi chez *Uromyces Ervi* et *Phragmidium subcorticium*, où le rôle des urédospires est partagé entre ces écidiospires de seconde génération et des urédospires vraies.

L'absence des écidies chez des espèces autoxènes qui en portent normalement a été également constatée, par exemple chez le *Puccinia Menthae* (Sydow, 1904). On a vu également des espèces autoxènes complètes se réduire sous certains climats à leurs urédos: il en est ainsi pour l'*Uromyces Fabae* à Quito (Lagerheim, 1893).

Enfin chez le *Puccinia graminella*, Dietel (1898) a constaté qu'un même mycélium produit à la fois des écidies et des téléotosores; ce cas serait particulièrement intéressant à étudier au point de vue cytologique.

Chez les Urédinales hétéroxènes les déviations de l'alternance normale des stades seraient d'un intérêt beaucoup plus considérable, puisqu'elles pourraient rendre l'hétéroxénie facultative. On peut ramener les déviations décrites chez ces parasites à deux cas: 1^o développement d'écidies aux dépens d'un mycélium non issu d'une

basidiospore, 2^o développement de téléutospores (et éventuellement d'urédospores) sur un mycélium non issu d'une écidiospore.

Le premier cas n'a jamais été observé d'une façon certaine chez des Urédinales hétéroxènes. Soppitt (1893) aurait obtenu un nouveau mycélium écidio-gène par semis des écidiospores d'*Ochropsora Sorbi* (*Aecidium leucospermum*) sur *Anemone nemorosa*, mais personne n'a pu reproduire ce résultat, qui semble devoir être attribué à une contamination insoupçonnée de l'auteur. Eriksson (1898) avait admis que les écidies de *Puccinia Arrhenatheri* (*Aecidium graveolens*) peuvent être obtenues par infection au moyen d'écidiospores, mais postérieurement (1898—1903) il a lui-même émis des doutes sur l'exactitude de cette opinion. D'autre part de nombreuses expériences, faites par Eriksson (1894—1902) et Klebahn (1904) avec les écidiospores de diverses Urédinales hétéroxènes, ont constamment donné des résultats négatifs.

Quant au second cas, sa réalisation fréquente est admise par des ouvrages classiques assez récents, comme ceux de Hartig (1900) et de Frank (1896). Mais Klebahn (1904) s'est vivement élevé contre cette opinion et a montré qu'elle reposait uniquement sur des expériences mal faites, sur un compte-rendu d'une expérience de Plowright qui d'après cet auteur lui-même est erroné, et enfin sur une figure de Brefeld qui prouve l'entrée d'un tube germinatif de basidiospore de *Puccinia graminis* dans une jeune feuille de blé, mais non l'infection de cette feuille. De nombreuses expériences dues à Klebahn et à d'autres expérimentateurs montrent d'autre part que les basidiospores des Urédinales hétéroxènes sont incapables d'infecter l'hôte du stade téléutospore; s'il existe des exceptions à cette règle, elles doivent être extrêmement rares.

On ne saurait considérer comme une déviation importante du développement normal le fait que chez *Melampsorella Caryophyllacearum* le mycélium du stade urédo-téléutospore porte des téléutospores un printemps et des urédospores en été seulement, car lors des infections expérimentales avec des écidiospores il se développe d'abord des urédos. Le mycélium étant pérennant dans l'hôte de ces urédos, la formation des téléutospores est retardée jusqu'au printemps suivant.

On ne connaît donc de déviations de l'alternance normale des stades que chez les Urédinales autoxènes; l'autoxénie facultative de certaines Urédinales hétéroxènes ne peut donc, jusqu'à présent, être attribuée à de telles déviations.

B. Rôle biologique des diverses formes de fructification.

La téléutospore, le plus souvent, ne germe qu'après une période de repos plus ou moins prolongée. Aussi est-elle l'organe de conservation par excellence pour beaucoup d'Urédinales: elle leur permet de reparaitre après les froids de l'hiver dans les régions septentrionales, après la sécheresse de l'été dans la région méditerranéenne. On sait depuis longtemps que les téléutospores se forment surtout sur les parties mal nourries de l'hôte, en particulier sur les feuilles âgées, et il est d'une pratique courante, dans les excursions botaniques faites de bonne heure dans la saison, de rechercher sur les feuilles âgées et languissantes les téléutospores des espèces riches en urédos.

Les expériences d'Ivanoff (1907) et de Morgenthaler (1910) sont venues confirmer cette pratique et démontrer que toute cause amenant une dénutrition dans les organes des hôtes tend à y favoriser la formation de téléutospores, organes de conservation du parasite.

Mais il y a de nombreuses exceptions à ce rôle conservateur des téléutospores. Chez beaucoup d'Urédinales autoxènes, celles du sous-type *Lepto*, la téléutospore peut germer aussitôt après sa formation.

Chez le *Puccinia Malvacearum* il y a ainsi propagation par basidiospores pendant toute la belle saison, mais en hiver la germination est retardée par les intempéries jusqu'au moment où les conditions redeviennent favorables (Fischer, 1904). La téléutospore n'est donc plus ici qu'occasionnellement un organe conservateur. Dans d'autres espèces elle ne l'est plus jamais: elle germe toujours immédiatement, et le parasite passe alors la mauvaise saison sous forme mycélienne, à l'abri dans les tissus d'un hôte résistant; c'est par exemple le cas du *Chrysomyxa Abietis*.

Chez les Urédinales hétéroxènes le sous-type *Lepto* est également représenté. Tantôt les téléutospores germent au printemps, donnant en été des écidies qui infectent à nouveau l'hôte du stade téléuto-sporifère dans lequel hiverne le mycélium téléutosporigène (*Chrysomyxa Rhododendri*, *Melampsorella Caryophyllacearum*). Tantôt elles germent en automne, infectant aussitôt l'hôte écidien dans lequel le parasite hiverne à l'état de mycélium écidio-gène (*Coleosporium Senecionis*, *Cronartium asclepiadeum*).

Dans beaucoup de ces cas la téléutospore, ayant perdu complètement tout rôle conservateur, arrive à perdre également sa structure kystique (*Chrysomyxa*, *Coleosporium*), mais partout elle reste le siège de la mixie.

L'urédospore est par excellence l'organe de la dissémination intensive pendant la saison favorable: c'est à elle que sont attribuables beaucoup d'épidémies de rouille. Elle a le caractère d'un

organe essentiellement adaptatif et facultatif, comme le montrent les expériences d'Ivanoff (1907). Aussi, lorsque le climat est favorable, il peut arriver que l'Urédinale se contente de cette forme de spores: il en est ainsi pour l'*Uromyces Fabae* à Quito (Lagerheim, 1893), pour le *Puccinia Poarum* dans l'Amérique du Nord (Arthur 1903).

Exceptionnellement, et surtout chez des espèces désertiques, certaines urédospores se différencient en spores durables, en kystes, qu'on nomme amphispores (Arthur, 1905); ces amphispores peuvent d'ailleurs coexister avec des urédospores normales.

L'écidie est le siège de la formation des synkaryons. Toutefois elle a un rôle plus restreint que la téléutospore, si ce n'est dans les cas d'hétéroxénie obligatoire ou d'autoxénie avec passage obligatoire par le stade écidien. Aussi le stade écidien manque-t-il à un grand nombre d'Urédinales, qui forment ailleurs leurs synkaryons. Il semble cependant que dans certains cas le passage par le stade écidien ait pour résultat de renforcer la vigueur ou tout au moins la virulence du parasite (Plowright, 1882; Arthur, 1903).

L'écidiospore a comme l'urédospore un rôle d'organe disséminateur: il n'y a d'ailleurs pas de ligne de démarcation bien nette entre ces deux sortes de spores, puisque l'on connaît des écidies ayant la structure d'urédos, et des urédos à structure d'écidies. L'écidiospore est un premier organe adaptatif développé sur le mycélium à synkaryocytes, l'urédospore en est un second. Les écidies de seconde génération de certaines Urédinales, qui n'ont probablement plus rien à voir avec la formation des synkaryons ne sont guère que des urédos à structure spéciale.

Quant aux spermogonies, leur rôle actuel est encore assez obscur. On a longtemps considéré les spermaties comme des organes mâles. Le fait que le développement des spermogonies précède presque constamment la formation des écidies, les adaptations zoophiles qu'elles présentent, leur structure cytologique, leur faible aptitude à la germination étaient autant de raisons de leur attribuer un rôle sexuel. Mais des observations nombreuses ont montré que dans certaines espèces (*Puccinia uliginosa*, *P. Polygoni-vivipari*) les écidies ne sont jamais accompagnées de spermogonies, que chez les *Mahonia* des écidies peuvent se former dans les cavités internes des fruits, à l'abri de toute intervention des spermaties. D'autre part des expériences, dues à Thaxter (1887) et à Klebahn (1904) ont montré que la suppression des spermaties n'empêche pas le développement des écidies. Enfin les observations de Blackman (1907) et de Christman (1907) ont montré que des phénomènes sexuels se produisent dans les écidies en dehors de toute intervention des spermaties. Celles-ci ne sont donc pas des organes mâles actuellement fonctionnels.

On a aussi considéré les spermaties comme de simples organes de dissémination, des conidies du mycélium haploïde. Cette opinion est basée sur le fait qu'elles germent quelquefois. Mais ces germinations sont rares, difficiles, et à peine ébauchées; de plus on n'a jamais réussi une infection au moyen de spermaties. Il semble donc que cette opinion, qui a été autrefois la nôtre, doive être abandonnée.

Il ne nous reste donc plus d'autre alternative que de voir, avec Blackman, dans les spermaties des organes mâles devenus non fonctionnels. Les spermogonies seraient donc aujourd'hui simplement des organes témoins.

C. Dissémination et infection.

Sous le titre nous rangeons tous les processus assurant la propagation des Urédinales: dissémination des spores, germination de celles-ci, infection des hôtes, autres moyens de conservation et de dissémination. Chacun de ces processus demande une étude particulière.

1. Dissémination des spores.

La dissémination des spores est certainement le mode de propagation et de dispersion le plus important chez la plupart des Urédinales; aussi convient-il de l'étudier séparément pour chaque sorte de spores.

a) Spermaties. — Les spermaties sont ordinairement les premières spores formées — si on peut les appeler des spores —. Ces spermaties sortent des spermogonies dans une goutte de liquide exsudé par celles-ci. Ce liquide, d'un goût sucré, contient des sucres réducteurs (Ráthay, 1880). D'autre part les spermogonies répandent une odeur souvent très pénétrante (*Puccinia suaveolens*, *Aecidium Euphorbiae*, etc.) et ont une teinte orangée très visible. Cet ensemble de considérations fait immédiatement songer à une adaptation zoophile, et, de fait, Ráthay, Thaxter (1887), Klebahn (1904) ont constaté que les insectes recherchent les gouttelettes exsudées par les spermogonies.

Il semble donc que les spermaties puissent être disséminées par les insectes, comme le sont, par exemple, les conidies des *Sphacelia*, formes conidiennes des *Claviceps*. On ignore d'ailleurs comment les insectes se comportent vis-à-vis des spermaties; il est toutefois probable que celles-ci sont ingérées et disséminées avec les excréments.

b) Ecidiospores. — La dissémination des écidiospores est ordinairement l'œuvre du vent. Les adaptations anémophiles sont très marquées dans certains types, par exemple dans les *Coleosporium*,

dont les formes écidiennees ont des écidiospores extrêmement abondantes et pulvérulentes, pouvant être entraînées, comme le pollen des *Pinus*, par les vents qui les portent à des distances considérables. Aussi les *Coleosporium* sont-ils extrêmement répandus, souvent à de grandes distances de toute plante capable d'héberger leurs écidies. Les formes écidiennees croissant sur les plantes herbacées ont en général une adaptation anémophile beaucoup moins marquée; aussi la dispersion de leurs spores se fait-elle ordinairement dans un espace assez restreint.

Parfois la dispersion par le vent est favorisée par les déformations qu'occasionne le parasite à son hôte. Il en est ainsi pour la forme écidienne de *Triphragmium Ulmariae*, qui se développe sur les nervures de la face inférieure des feuilles du *Spiraea Ulmaria*, où elle produit une abondante poussière de spores. Ces spores seraient difficilement emportées par le vent si le parasite n'amenait pas un excès de croissance de la face inférieure de la nervure sur laquelle il se développe, ce qui a pour résultat de courber la feuille et d'amener les spores à l'air libre. Les écidiospores peuvent aussi être transportées par les insectes (Klebahn, 1904) et très probablement par les limaces et autres Gastropodes (Wagner, 1896), soit par entraînement, soit par ingestion.

c) Urédospores. — Les urédospores, bien que les urédos ne présentent ordinairement pas d'adaptations anémophiles bien apparentes autres que la caducité des spores, sont disséminées le plus souvent par le vent. Klebahn (1904), et d'autres encore, ont montré que l'air est très souvent riche en urédospores variées.

Les animaux (Insectes et Mollusques) peuvent ici aussi jouer un rôle important, quoique secondaire. Schaffnit (1909) a montré que les urédos ont souvent un parfum analogue à celui des spermogonies et qu'ils sont aussi visités par les insectes.

d) Téléutospores. — Les téléutospores présentent, au point de vue qui nous occupe deux types bien tranchés: les unes forment des sores pulvérulents, se désarticulent facilement de leur pédicelle et sont disséminées par le vent et les animaux presque aussi facilement que les urédospores; les autres, retenues par des pédicelles persistants (*Puccinia graminis*) ou soudées les unes aux autres et incrustées dans les tissus de l'hôte (*Melampsora*), ne se disséminent pas ou se disséminent seulement par transport de la feuille ou de la tige qui les porte.

L'intervention d'un Mollusque (*Succinea putris*) dans la dissémination des téléutospores du premier type, a été constatée par Wagner (1896) chez *Puccinia Arenariae*.

e) Basidiospores (sporidies). — Le mode de dissémination des basidiospores est encore peu connu; de nombreuses observations

montrent toutefois que le vent joue souvent un grand rôle dans leur dispersion (Klebahn, 1904; Thaxter, 1891; etc.).

Klebahn (1904) y voit toutefois une difficulté: souvent les feuilles ou les tiges portant les téléospores se trouvent au niveau du sol, plus ou moins abritées contre le vent. Il admet que les basides sont capables de projeter les basidiospores à une faible distance, puis suppose un vent assez fort pour pénétrer jusqu'à elles, mais pas assez pour les dessécher.

Les recherches de Buller (1909) sur la dissémination des spores des Hyménomycètes éclairent cette question d'un jour tout nouveau, en montrant que les moindres courants de convection suffisent pour entraîner des spores de la taille des basidiospores des Urédinales.

Les insectes contribuent probablement aussi, dans quelques cas, au transport des basidiospores, par exemple chez les *Gymnosporangium*, mais ce mode de dissémination est certainement de peu d'importance (Plowright, 1882).

La dissémination des basidiospores peut-elle se faire à de grandes distances? C'est là une question fort controversée. Eriksson (1902) admet que cette dissémination est très restreinte, ou tout au moins qu'il n'y a pas dissémination à distance de basidiospores capables d'infection. Il s'appuie surtout sur une expérience faite en suspendant dans un bois, dont le sol était couvert de *Convallaria maialis*, un fagot de chaumes de *Phalaris arundinacea* couvert de téléospores de *Puccinia Smilacacearum-Digraphidis*: l'infection ne se manifestait guère au delà d'une distance de 15 mètres.

Klebahn (1904), se basant sur de nombreuses observations, admet au contraire, pour beaucoup d'espèces, la possibilité du transport, à d'assez grandes distances, de basidiospores capables d'infection. Il est très probable qu'il y a à cet égard des différences spécifiques, telle espèce supportant la dissémination à distance, telle autre étant incapable de produire des infections lointaines. Il faut aussi tenir compte de la quantité de basidiospores produites: certaines espèces se présentant sous une forme véritablement épidémique, sur de très larges surfaces, produisent une quantité de basidiospores tellement formidable que leur faculté d'infection à distance peut être considérable, même en admettant un pourcentage très faible pour les basidiospores entraînées au loin et encore capables d'infection.

2. Germination des spores.

a) Spermaties. — Les spermaties germent d'ordinaire très difficilement. Cornu (1876) les a exceptionnellement vues bourgeonner comme des levûres; Plowright (1889) a obtenu dans de l'eau miellée un bourgeonnement abondant des spermaties de nombreuses

espèces; puis Brefeld (1881) a obtenu la formation de quelques filaments mycéliens grêles, bientôt arrêtés dans leur développement, aux dépens des spermaties de quelques *Puccinia* et *Uromyces*. D'après Carleton (1903) les spermaties de la „rust of blackberry“ germeraient facilement en un filament mycélien d'aspect normal, mais bientôt aussi arrêté dans son développement. Enfin Sappin-Trouffy (1895) a constaté que les spermaties de *Puccinia dispersa* bourgeonnent à la façon des levûres ou donnent de courts filaments lorsqu'on les place dans le suc exprimé de la plante nourricière du stade écidien.

b) Ecidiospores et urédospores. — De nombreuses recherches sur la germination de ces spores et l'influence de divers facteurs sur celles-ci ont été faites par divers auteurs, entre autres Hitchcock et Carleton (1893), Carleton (1893), Wütrich (1892), Eriksson (1897, 1899), Bolley (1898), Ward (1902, 1903), Klebahn (1904).

Ces recherches ont montré que la germination des écidiospores et des urédospores est parfois très capricieuse. La plupart des auteurs ont obtenu facilement la germination chez de nombreuses espèces en présence de l'eau ou même de solutions faibles de certains sels (par exemple KMnO_4 à 1/1000). Cette germination est en général favorisée par les ions O, K, Na, S, NH_4 , inhibée par les ions Hg, Cu, Fe, Pb, Cr. Toutefois Bolley, dans certains cas a obtenu de mauvais résultats sans raison apparente, et d'autre part De Bary (1865), puis Eriksson, ont fait remarquer que la faculté germinative de certaines spores (écidiospores et urédospores de *Puccinia graminis*) est très souvent extrêmement faible.

Eriksson tire de cette irrégularité de la germination la conclusion que les spores n'ont pas une importance aussi grande qu'on le croit pour expliquer les infections abondantes. Freeman (1902), puis Klebahn (1904) objectent qu'il n'y a pas parallélisme absolu entre la faculté germinative des spores et leur faculté infective. Klebahn a constaté, par exemple, que des spores de *Peridermium Strobi* de la même récolte germaient peu ou pas dans l'eau, très rapidement sur un *Ribes*, un peu moins rapidement, mais abondamment, sur une décoction gélosée de feuilles de *Ribes*. Il tire de cette expérience la conclusion que l'hôte contient des substances activant la germination. Sappin-Trouffy (1896) a d'autre part montré que les écidiospores du *Coleosporium Senecionis* germent peu ou pas dans l'eau, fort bien au contraire sur une décoction de *Senecio vulgaris*, et cette expérience a été répétée par Maire (1902) avec le même résultat, ce qui vient à l'appui de la manière de voir de Klebahn. Cependant Ward, dans un certain nombre d'essais, n'a observé aucune influence des décoctions des plantes nourricières, pour d'autres espèces.

Les recherches de ces auteurs ont également mis en lumière l'action de la température. Ward a trouvé que les urédospores du *Puccinia bromina* germent entre 10—12° et 26—27° C; l'optimum est vers 20°. Eriksson admet qu'un refroidissement préalable faible ou même considérable (0° et au dessous) exalte la faculté germinative de certaines spores, tout en restant sans action sur d'autres.

La question, malgré les efforts de Klebahn, présentait encore des obscurités: il était difficile de s'expliquer pourquoi les spores de certaines espèces germent fort bien dans certains cas et fort mal dans d'autres, toutes conditions de milieu étant égales.

Schaffnit (1909) a expliqué en partie ces contradictions. Dans une série de recherches effectuées sur les rouilles des céréales, il a montré que les spores ne réagissent nullement aux substances contenues dans l'hôte sur lequel elles germent normalement, et qu'elles ne subissent aucune excitation mécanique de la part du substratum. Il nie donc que la faculté germinative soit différente de la faculté infective. Il admet d'autre part que l'influence du refroidissement préalable se réduit à une humidification par condensation de la vapeur d'eau atmosphérique.

Par contre ses recherches mettent en évidence un facteur négligé jusqu'alors, à savoir l'influence de la maturité complète ou incomplète des spores. Schaffnit a montré en effet que les spores se détachant spontanément n'ont pas toujours atteint leur maturité interne, et qu'elles sont incapables de la parfaire lorsqu'elles sont séparées de leur pédicelle. Il a constaté aussi que la maturité complète ne peut être obtenue que par l'action d'une température suffisamment élevée (optima vers 20—25°) sur les spores encore en place, par conséquent dans une atmosphère calme empêchant les désarticulations prématurées. Ces conditions sont loin d'être toujours réalisées dans la nature, d'où les germinations capricieuses et la surproduction considérable des spores.

Les recherches de Schaffnit ont apporté une grande clarté dans la question de la germination capricieuse des rouilles des céréales; mais leur portée n'est pas absolument générale, et s'il paraît bien établi que la germination des rouilles des céréales dépend presque uniquement de facteurs internes, il n'en est pas toujours de même, et l'excitation chimique par la plante nourricière, par exemple, peut difficilement être niée chez les *Coleosporium* et *Cronartium*.

Une autre question fort importante est celle de la durée de la faculté germinative des urédospores et des écidiospores. Les données sur ce sujet sont assez contradictoires. Il y a évidemment une grande variabilité spécifique à ce point de vue. Alors que les spores de certaines espèces, conservées à sec ou exposées aux intempéries, perdent assez rapidement leur faculté germinative (1—2 mois), on

observe dans d'autres espèces des urédospores capables de germer après 3—8 mois (Barclay, 1891). En tout cas la durée de la faculté germinative est presque toujours assez longue pour permettre des infections à distance par les spores emportées par le vent.

A cette question se rattache celle de l'hibernation des urédospores dans les zones tempérées et froides. Il a été longtemps admis que les urédospores sont incapables de résister aux gelées hivernales. Cette opinion n'est plus guère soutenable aujourd'hui sous une forme aussi absolue. Si Eriksson (1894) a obtenu des résultats négatifs pour *Puccinia graminis*, de nombreuses observations et expériences ont au contraire montré que beaucoup d'urédospores supportent des hivers rigoureux sans perdre leur faculté germinative: Hitchcock et Carleton (1893) l'ont montré pour *Puccinia rubigo-vera*, Dietel (1887) pour *Phragmidium obtusum*, Barclay (1891) pour *Uromyces Vossiae*, Jacky (1900) pour *Puccinia Chrysanthemi*, Christman (1905) pour *Puccinia graminis* f. sp. *Tritici*, *P. coronata*, *P. rubigo-vera* f. sp. *Secalis* et f. sp. *Tritici*, *P. Poarum*. Les observations de Christman ont été faites dans une région dont l'hiver est aussi rigoureux que celui de Stockholm. Schaffnit (1909) a aussi constaté l'hibernation de certaines urédospores en Allemagne.

c) Téléutospores. — Les téléutospores des Urédinales germent, comme nous l'avons déjà vu, soit immédiatement sur la plante nourricière (*Gymnosporangium*, *Zaghouania*, *Chrysomyxa*, *Cronartium*, *Puccinia Malvacearum*, et en général tous les sous-types Lepto), soit après une période de repos plus ou moins longue, sur l'hôte ou en dehors de lui (*Puccinia*, *Melampsora*, *Uromyces*, etc.).

Les téléutospores à germination différée ne germent ordinairement, dans les pays tempérés ou froids, qu'après avoir subi l'action des froids de l'hiver. C'est un fait bien connu de tous les expérimentateurs, que pour obtenir de bonnes germinations de téléutospores, il faut employer du matériel récolté sur place à la fin de l'hiver, ou bien récolté en automne et conservé dans des sacs suspendus en plein air. Eriksson (1898) a même réussi à faire germer, après les avoir exposées aux intempéries pendant un hiver, des téléutospores conservées à sec en herbier pendant un ou deux ans.

Il y a toutefois quelques exceptions; c'est ainsi que les téléutospores de *Puccinia Helianthi* peuvent, d'après Woronin (1872) et Carleton (1903), germer soit immédiatement, soit après exposition aux intempéries pendant l'hiver, soit après conservation à sec au laboratoire pendant plusieurs mois.

En général les téléutospores qui ont subi les intempéries hivernales en plein air peuvent être conservées ensuite à sec pendant plusieurs mois sans perdre leur faculté germinative; placées dans des conditions favorables de température et d'humidité, elles germent

ordinairement toutes, au laboratoire, dans l'espace de vingt-quatre heures, quelquefois de deux à quatre jours au plus. Il n'en est probablement pas ainsi dans la nature, où la germination semble se faire par poussées successives (Klebahn, 1904).

Parmi les téléutospores germant sur leur hôte, les unes, comme elles des *Gymnosporangium*, ne le font que sous l'action directe de l'eau, c'est à dire par temps de pluie; tandis que d'autres (*Cronartium*, *Coleosporium*) se contentent d'une atmosphère plus ou moins humide.

La germination des téléutospores a pour conséquence la formation et la germination des basidiospores ou sporidies, dont nous avons étudié la dissémination.

3. Inoculation et infection.

Les spores des Urédinales, parvenues sur la plante nourricière, appropriée, y germent, lorsque les conditions sont favorables, en un filament mycélien qui s'introduit dans la plante en passant à travers l'épiderme: cette invasion constitue l'inoculation (Ward, 1905); le développement ultérieur dans les tissus est l'infection.

L'inoculation peut se produire de deux façons différentes: avec effraction, c'est à dire par perforation de l'épiderme, ou par les portes, c'est à dire par les stomates. En général le tube germinatif des basidiospores perfore directement la membrane des cellules épidermiques, tandis que les écidiospores et les urédospores introduisent le leur par les stomates.

Klebahn (1904) explique cette différence en faisant remarquer que les basidiospores n'infectent ordinairement que des plantes ou tout au moins des organes encore jeunes, tandis que les urédospores et les écidiospores ont le plus souvent à infecter des organes adultes. Tubeuf (1910) s'appuie sur ces différences de mode d'inoculation pour expliquer qu'on ne trouve guère que des écidies sur les feuilles de conifères, où les stomates sont généralement protégés par des bouchons cireux.

Il ne manque d'ailleurs pas d'exceptions à la règle ci-dessus (De Bary, 1863; Bolley, 1898).

Les spores faisant pénétrer leur tube germinatif par les stomates ont été les plus étudiées. Ward (1905) a montré qu'il y a d'abord, le plus souvent, formation d'un renflement du tube germinatif s'appliquant sur le stomate (appressorium); puis le tube s'introduit dans l'ostiole et se renfle dans la chambre sous-stomatique en une „vésicule sous-stomatique“. Là s'arrêtent les phénomènes d'inoculation, qui peuvent se produire avec n'importe quelle espèce d'urédospores, tandis

que les phénomènes ultérieurs d'infection ne se produisent qu'après inoculation d'un mycélium adapté à l'hôte.

Massee (1904) avait admis que la pénétration de tubes germinatifs d'Urédinales ou d'autres champignons dans les stomates est due à un phénomène de chimiotropisme.¹⁾ Cet auteur ne paraît pas avoir éliminé suffisamment dans ses expériences l'influence de l'hydrotropisme, qui peut suffire à expliquer dans bien des cas l'inoculation, selon Balls (1905), tandis que les phénomènes chimiotropiques seraient surtout en rapport avec l'infection. Il est toutefois possible que dans certains cas l'hydrotropisme et le chimiotropisme coopèrent pour amener l'inoculation, et que dans d'autres ces deux facteurs se contrarient.

Quoiqu'il en soit, lorsque le tube mycélien d'une Urédinale est entré dans l'hôte qui lui convient, il s'y ramifie entre les cellules, dans lesquelles il envoie des suçoirs. Lorsque l'inoculation s'est faite par un stomate, les premières ramifications partent de la vésicule sous-stomatique. Pendant cette installation dans la plante, le mycélium est d'abord invisible extérieurement, puis il manifeste sa présence par une tache jaunâtre due à la moindre coloration des chloroplastes dans la région attaquée, à la présence de pigments jaunes dans les filaments du parasite, et à la suppression de l'air des espaces intercellulaires. La période qui s'écoule entre l'inoculation et l'apparition de la tache est dite incubation.

La durée de l'incubation est variable suivant les espèces: la durée minima est de 8 jours, elle s'étend ordinairement jusqu'à 20—30 jours, et dans certaines espèces (*Endophyllum Sempervivi*) jusqu'à la période de végétation suivante. Dans une même espèce la durée de l'incubation dépend aussi de la température. C'est ainsi qu'Ivanoff (1907) a démontré qu'au soleil l'incubation est plus courte qu'à l'ombre et au froid. Pendant l'incubation le mycélium du parasite est très sensible aux variations de température: une élévation trop considérable de celle-ci peut même arrêter complètement le développement du parasite, le tuer et guérir la plante (Ward, 1902).

4. Réceptivité et immunité.

On sait que le plus souvent les Urédinales sont des parasites étroitement adaptés à un hôte ou à quelques hôtes. Telle Rouille attaque uniquement telle espèce, et refuse de se développer sur les espèces voisines: celles-ci jouissent d'une immunité plus ou moins complète vis-à-vis du parasite. Bien plus, dans une même espèce on

¹⁾ Miyoshi (1894) avait déjà constaté que le tube germinatif des urédospores de *Puccinia graminis* est attiré par une décoction de Blé.

trouve des races, ou même des individus, caractérisés par leur réceptivité ou leur immunité plus ou moins marquées.

L'immunité peut être totale, soit que les filaments mycéliens ne puissent pénétrer dans les stomates ou percer l'épiderme, soit qu'ils ne puissent aller plus loin que la chambre sous-stomatique ou la cellule épidermique; elle peut être partielle, soit que l'infection soit tardive (Plowright, 1900), soit qu'elle s'arrête de bonne heure après formation d'un mycélium stérile ou portant seulement quelques spermogonies (Klebahn, 1904).

Le mécanisme de l'immunité des végétaux vis-à-vis des Urédinales est encore bien mal connu. On l'a d'abord recherché dans des particularités anatomiques: Cobb (1890—1893) a cru pouvoir affirmer que chez les Blés la résistance de certaines races est déterminée par la structure anatomique.

Eriksson et Hennings (1896), puis Ward (1909) ont obtenu, sur les Blés, des résultats absolument contraires, et ont conclu que les causes de l'immunité ne sont pas, dans la grande majorité des cas tout au moins, d'ordre anatomique, mais bien d'ordre physiologique.

La réceptivité ou l'immunité dépendent selon Ward, du pouvoir qu'a le protoplasma parasite de surmonter la résistance de l'hôte par des enzymes ou des toxines, et réciproquement du pouvoir qu'a le protoplasma de l'hôte de former des anticorps, ou encore du pouvoir que possède ce dernier de sécréter des corps positivement ou négativement chimiotropiques pour le parasite. Les facteurs externes peuvent aussi jouer un rôle dans la détermination de la réceptivité ou de l'immunité, soit en modifiant la nutrition de l'hôte (température, lumière, aliments), soit en agissant directement sur le parasite (température).

La lutte entre l'hôte et son parasite est donc un ensemble de phénomènes très complexes. Aussi Ward fait-il remarquer que l'échec d'une infection peut s'expliquer par les hypothèses suivantes: 1^o Arrêt du développement du champignon par une température défavorable, 2^o Infections trop nombreuses dans une région limitée de l'hôte, 3^o Faiblesse du parasite incapable de vaincre la résistance de l'hôte, 4^o Richesse de l'hôte en antitoxines, 5^o Action trop brutale du champignon tuant les cellules autour de lui, 6^o Faiblesse de l'hôte qui meurt dans les régions attaquées.

Quelques unes de ces hypothèses ont été vérifiées. Nous avons vu plus haut que le champignon peut être tué, pendant son incubation par une température trop élevée (Ward, 1902). Des expériences de Ward (1905) ont montré d'autre part qu'un Blé résistant à la rouille peut présenter autant d'inoculations et de débuts d'infection qu'un blé sensible; mais alors que dans le Blé sensible les hyphes, de vigueur moyenne, s'étendent lentement, en introduisant dans les cellules des

suçoirs qui ne modifient que peu celles-ci, dans le Blé résistant les hyphes, d'abord très vigoureuses, tuent les cellules autour d'elles, et présentent bientôt des symptômes d'affaiblissement; elles sont ainsi incapables de s'étendre, et meurent d'inanition, de sorte que l'infection s'arrête très rapidement. Le Blé résistant présente alors de petites taches rouge-brun dont chacune correspond à une infection avortée.

Ces phénomènes d'inanition du parasite observés sur les Blés résistants ont pu, d'ailleurs, être reproduits expérimentalement sur les Blés sensibles par le même auteur. Il est arrivé à ce résultat en déterminant chez ceux-ci des troubles de nutrition, soit par privation d'acide carbonique ou de sels minéraux, soit par l'action de la chaleur ou du froid sur les racines.

De nombreux facteurs externes et internes peuvent donc faire varier la réceptivité ou l'immunité d'une espèce, d'une race ou d'un individu, ce qui permet de comprendre de nombreuses observations, comme celles d'Eriksson, qui a vu un Blé amidonnier noir montrer pendant dix ans une réceptivité décroissante vis-à-vis de *Puccinia glumarum*, et au contraire une réceptivité croissante vis-à-vis de *P. graminis*; comme celles de Plowright (1901), qui a vu un *Betula* à feuilles pubescentes, mêlant ses branches à un *Betula* de même espèce à feuilles glabres, n'être attaqué qu'à l'automne par le *Melampsora betulina*, alors que son compagnon l'était abondamment dès juin; comme celles de Vilmorin, d'après lequel les Blés américains les plus résistants à la rouille deviennent très sensibles en Europe; comme celles de Klebahn, qui a constaté l'augmentation notable de la réceptivité du *Ribes grossularia*, vis-à-vis de *Cronartium ribicola*, lorsqu'il est greffé sur *Ribes aureum*.

Parfois une immunité, tout au moins partielle, résulte pour certaines plantes de leur précocité. Ainsi Foëx (1908) montre que le Blé de Noé, race hâtive réputée très résistante à la rouille tant qu'on la sème de bonne heure, se rouille beaucoup depuis qu'on a pris l'habitude de le semer tard.

Bien que l'immunité puisse varier sensiblement sous l'influence de facteurs externes, elle n'en est pas moins un caractère héréditaire, comme le montre l'existence de races constamment résistantes dans une région donnée. Biffen (1907) a même montré que l'immunité se comporte comme un caractère Mendélien. Si l'on croise un Blé résistant avec un Blé sensible, le métis obtenu est sensible; l'immunité est donc un caractère récessif. A la seconde génération il y a séparation des caractères et on trouve 25 % d'individus résistants contre 75 % d'individus sensibles.

L'immunité naturelle a une très grande importance pour les agriculteurs. On n'a pas, en effet, trouvé jusqu'à présent de remède pratique contre les Rouilles; les fongicides sont, ou inactifs, ou d'un

emploi impossible en grande culture. Aussi le but à poursuivre est-il l'obtention de variétés qui soient résistantes à la rouille, tout en donnant un fort rendement et des produits de bonne qualité (Dela-croix et Maublanc, 1909, p. 159).

Ajoutons, pour terminer, qu'on n'a jamais constaté, chez les végétaux, d'immunité acquise, vis-à-vis des Urédinales, à la suite d'une première infection. Il ne semble donc pas qu'il y ait diffusion dans tout l'organisme des anticorps qui pourraient se former dans les cellules voisines du parasite. L'immunisation artificielle par infection partielle paraît donc impossible.

Quant à l'immunisation artificielle par introduction dans la plante, par la voie des racines, de substances capables de modifier son chimisme, elle n'a pas été tentée, à notre connaissance du moins, pour les Urédinales, bien que d'intéressants résultats aient été obtenus dans ce sens par Beauverie (1901) et Marchal (1902) pour un Ascomycète et une Péronosporale.

5. Conservation et dissémination sans spores.

a) Mycéliums pérennants.

C'est un fait bien connu, depuis les travaux classiques de Tulasne et de De Bary, que beaucoup d'Urédinales présentent un mycélium pérennant dans les tissus de leur hôte. On connaît maintenant un très grand nombre d'exemples de ces Urédinales à mycélium pérennant. Klebahn (1904) en a dressé une liste comprenant 44 espèces, et ce nombre s'est encore augmenté depuis.

Parmi ces espèces les unes sont pérennantes sous la forme de mycélium téléutosporigène, d'autres sous la forme de mycélium écidio-gène, d'autres enfin sous les deux formes. Le premier cas est fréquent (*Puccinia fusca*, *Betonicae*, *Adoxae*, *suaveolens*, *Thlaspeos*, *Vincae*; *Gymnosporangium Sabinae*, *confusum*, *tremelloides*, *clavariiforme*; *Chrysomyxa Abietis*, etc.); il en est de même pour le second (*Puccinia Falcariae*, *Tragopogonis*, *Bupleuri*, *Arrhenatheri*, *Menthae*, *albescens*; *Cronartium asclepiadeum*; *Endophyllum Sempervivi*, *Euphorbiae-silvaticae*, *Valerianae-tuberosae*, etc); quant au troisième, il est plus rare; on ne peut guère citer comme exemple que *Melampsorella Caryophyllacearum*.

Les plus souvent ces mycéliums pérennants produisent chaque année de nouvelles spores. Les Urédinales pérennantes, et surtout le *Melampsorella Caryophyllacearum*, sont donc formidablement armées dans la lutte pour la vie.

Si les cas de conservation d'Urédinales par pérennance sont nombreux et bien connus, il n'en est pas de même pour la dissémination par cette voie. Il est certain que quelques parasites hivernant dans des

rhizomes peuvent être disséminés naturellement ou artificiellement par la division de ces rhizomes, ce qui s'observe couramment pour la forme écidienne de *Puccinia Pruni*, si fréquente dans les cultures d'Anémones de Caen. Mais ces phénomènes n'ont que peu d'importance, surtout en dehors de l'intervention de l'homme.

Pour que la dissémination sans spores pût présenter quelque importance, il faudrait que le parasite fût pérennant dans les graines de son hôte. Une telle pérennance, sous forme mycélienne, est bien connue chez le *Lolium temulentum*, pour un Champignon qui est probablement une Ustilaginale. Elle a été constatée, pour les Urédinales, dans les grains de Blé, par Bolley et Pritchard (1905), mais elle paraît assez rare. Et cependant c'est à la dissémination par des caryopses renfermant des Urédinales qu'Eriksson attribue les épidémies de rouille des Céréales. Mais les Urédinales seraient présentes dans ces caryopses non sous forme de mycélium, mais sous une forme peu visible, à l'état de protoplasma nu mélangé à celui de l'hôte, de „mycoplasma“. Cette importante question du mycoplasma mérite qu'on lui consacre un chapitre spécial.

b) Théorie du mycoplasma.

L'étude approfondie des Rouilles des céréales a montré à Eriksson (1896) que l'explication des invasions de ces Urédinales par les modes ordinaire de dissémination présente souvent des difficultés. Ainsi *Puccinia graminis* abonde dans des régions où les *Berberis* manquent complètement, par exemple dans l'Ecuador, l'Inde, l'Australie. Or nous avons vu qu'il est impossible d'admettre l'infection des Graminées par les basidiospores de cette espèce. Les *Puccinia glumarum*, *tritici*, *simplex*, ont également des basidiospores incapables d'attaquer les céréales, et cependant ces espèces, qui n'ont pas d'écidies connues, apparaissent aussi en grande quantité tous les ans.

Quelques auteurs ont essayé d'expliquer ces faits par la persistance, pendant l'hiver, des mycéliums urédosporifères. Les résultats des différents expérimentateurs qui ont étudié cette question sont très discordants (cf. Klebahn, 1904), et il est bien possible que dans de nombreuses régions ce facteur entre en ligne de compte, par exemple en Australie (Mac Alpine, 1891; Cobb, 1890—1893) pour *Puccinia graminis*, en Amérique, au sud de l'Ohio, pour *P. rubigo-vera* f. sp. *Tritici* et f. sp. *Secalis* (Hitchcock et Carleton, 1893; Bolley, 1898) et même pour *P. graminis* (Christman, 1905).

Toutefois, en Suède et dans l'Allemagne du Nord, des expérimentateurs comme Eriksson et Klebahn s'accordent à admettre que le mycélium urédosporifère de *P. graminis* ne résiste pas à l'hiver. Reste l'hibernation des urédospores elles-mêmes. Nous avons vu

qu'elle est fréquente chez beaucoup de Rouilles des céréales, au moins dans certains pays. Il n'en est pas moins certain, d'après Eriksson, qu'en Suède les urédospores de *P. graminis* f. sp. *Tritici* sont incapables de supporter l'hiver. L'explication des invasions par l'hibernation des urédospores est donc insuffisante.

Klebahn (1904) reconnaît qu'en Suède et dans l'Allemagne du Nord la réinvasion annuelle des céréales par les Rouilles, et en particulier par le *P. graminis* en l'absence de *Berberis*, ne peut pratiquement s'expliquer ni par l'hibernation des urédospores, ni par celle de leur mycélium. Il voit plutôt la cause de cette réapparition dans le fait que les céréales sont répandues sur presque toutes les parties du globe et portent en toute saison des urédospores, qui peuvent être entraînées par les vents à des milliers de kilomètres sans perdre leur pouvoir d'infection. Eriksson (1905) s'élève contre cette explication: il n'admet pas la possibilité des infections à distance par des urédospores, ou tout au moins considère que c'est un phénomène rare et peu important.

Eriksson (1897) a été entraîné vers une autre hypothèse par des observations nombreuses et prolongées sur le mode d'apparition des Rouilles des céréales. Il a constaté que certaines races de Blé sont constamment envahies par la rouille 4 à 5 semaines après les semailles, en quelque saison qu'aient eu lieu celles-ci, et que cette rouille apparaît du premier coup en quantité considérable, un peu plus tôt d'ailleurs sur les Blés d'automne que sur les Blés de printemps. Eriksson, n'admettant pas les contaminations à distance, a été conduit par cette constatation et par d'autres encore, à supposer l'existence d'un germe interne dans les semences des céréales.

Il a cherché à démontrer l'existence de ce germe interne par des expériences consistant à cultiver des céréales dans des conditions telles qu'elles fussent protégées contre les infections par spores. Quelques unes des plantes ainsi cultivées, dans des cases ou dans des tubes, ont présenté des urédos de *Puccinia glumarum*. Bien que les résultats positifs aient été très peu nombreux, et même nuls certaines années, Eriksson (1902) les considère comme confirmant pleinement son hypothèse. Et, en effet, si la stérilisation externe des semences et la stérilisation du milieu avaient été complètes et certaines, ces résultats, si peu nombreux qu'ils aient été, seraient absolument probants. Mais il est fort difficile de réaliser ces conditions dans la pratique, et de fait, dans les expériences d'Eriksson, l'apparition d'Aphides et d'*Erysiphe* dans les cultures semble bien indiquer, comme l'a fait remarquer Ward (1905), que toute chance de contamination n'était pas exclue.

Quoiqu'il en soit, Eriksson (1897) persuadé de l'existence d'un germe interne, le rechercha dans les tissus de l'hôte, et ne trouvant

aucune trace de mycélium ni dans les semences, ni dans les jeunes plantes encore saines, arriva à formuler sa théorie du mycoplasma, d'après laquelle les Puccinies des céréales seraient capables de vivre à l'état latent, sous forme de protoplasma intimement mélangé à celui de l'hôte, dans la graine et la jeune plante, jusqu'à ce que des conditions favorables leur permettent de se transformer en un mycélium urédosporifère. Un peu plus tard (1901, 1902), Eriksson crut observer les premiers stades de la transformation du mycoplasma en mycélium, et décrivit des corpuscules spéciaux, qu'il reconnut d'ailleurs lui-même, peu après (1903, 2) pour de simples suçoirs.

Cette théorie extrêmement originale a été combattue par Bolley (1898), Zukal (1899), Klebahn (1900), Ward (1903), Massee (1898), Linhart (1898). Ces auteurs ont montré que les arguments d'Eriksson étaient insuffisamment probants, mais ils n'ont pu démontrer l'inexactitude de sa théorie.

Aussi Eriksson (1904, en collaboration avec Tischler) a-t-il cherché à donner un fondement cytologique à sa théorie. Il a étudié de jeunes semis de Blés très sensibles à la rouille, puis de très jeunes taches de rouille de *Puccinia glumarum* à quelque distance des premiers urédos, sur du matériel fixé. Les coupes à la paraffine ont été colorées soit par la méthode de Flemming (safranine-violet de gentiane-orange), soit par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. Dans ces préparations Eriksson a observé, chez les jeunes semis encore sains en apparence, des cellules contenant un protoplasma dense et abondant, se colorant en violet par la méthode de Flemming, qu'il considère comme étant le mycoplasma. Il a en effet constaté l'absence de telles cellules dans des Graminées vivaces qui n'avaient jamais porté de rouille depuis plus de 10 années.

Eriksson observe, d'autre part, à 3—6 mm. des premiers urédos encore jeunes, un mycélium intercellulaire non cloisonné, sans noyaux nettement visibles, à membrane peu distincte, qu'il nomme protomycélium primaire. Plus près de l'urédo il trouve un mycélium encore sans cloisons et à membrane peu visible, mais contenant de gros noyaux formés d'un karyosome entouré d'une auréole claire; à la fin de ce stade, qu'Eriksson appelle protomycélium secondaire, commence la formation des suçoirs.

Plus près encore de l'urédo, il observe le mycélium cloisonné typique avec suçoirs; il y décrit et figure des noyaux plus petits que ceux du protomycélium.

Eriksson (l. c. et 1903, 2) admet que le protomycélium et le mycélium dérivent du mycoplasma: „D'après les investigations qui précèdent, on doit admettre forcément que le protomycélium intercellulaire dérive du mycoplasma intracellulaire bien que certains

détails dans la transition entre les deux formes ne soient pas encore suffisamment décrits.⁴

A dater de ce jour la théorie du mycoplasma était entrée dans une nouvelle phase, la phase cytologique.

Eriksson devait trouver de ce côté encore des adversaires. Dès 1904, Klebahn (1904, 2) décrit à son tour la structure des jeunes taches dues au *Puccinia glumarum*; il confirme la plupart des résultats d'Eriksson, mais il trouve toujours des noyaux dans le mycélium, et il ne peut interpréter ses observations en faveur de la théorie du mycoplasma.

Ward (1905) va plus loin: il retrouve un mycélium très peu cloisonné, plurinucléé, dans des taches de feuilles apparues spontanément ou dues à une infection artificielle par des urédospores de *Puccinia glumarum*; mais il trouve toujours à ce mycélium une membrane distincte; il constate en outre que les hyphes affamées pour avoir tué les cellules qui les avoisinent, perdent leurs noyaux, et croit voir dans ce fait l'explication du protomycélium primaire d'Eriksson. Ward ne retrouve pas le protoplasma dense décrit par Eriksson comme mycoplasma. En s'appuyant sur ces recherches et sur son étude antérieure (Ward, 1903) de l'histologie du *Puccinia dispersa*, il combat vivement la théorie d'Eriksson.¹⁾

Cependant Eriksson (1904, 1905) poursuivait ses recherches cytologiques, en cherchant à établir le passage du mycoplasma intracellulaire au protomycélium intercellulaire. Il étudie dans ce but les *Puccinia glumarum*, *dispersa*, *graminis*, et arrive à distinguer dans le mycoplasma deux stades: le stade de repos, qui correspond à sa description antérieure, et un stade de maturation, qui apparaît un peu avant la formation des urédos. Pendant ce dernier stade les noyaux de la plante nourricière s'hypertrophient, puis se désagrègent, en même temps qu'apparaissent dans le mycoplasma des nucléoles sphériques entourés d'une auréole claire. Parmi ces nucléoles les plus petits paraissent se dissoudre dans le plasma, les plus gros donneraient naissance à un filament très fin aboutissant à la membrane cellulaire et la traversant pour aller se renfler à l'extérieur, formant ainsi ce qu'Eriksson appelle un suçoir endogène (endo-haustorium). Peu à peu le renflement sphérique interne (nucléole) du suçoir endogène se viderait vers l'extérieur, de telle sorte qu'on obtiendrait l'aspect d'un suçoir exogène. A côté de cette émigration du

¹⁾ Si ces observations sont exactes, le mycélium de *Puccinia glumarum* présenterait une structure spéciale, rare chez les Urédinales, mais fréquente chez les Basidiomycètes, où les synkaryons sont difficilement reconnaissables dans les stades végétatifs par suite du défaut de cloisonnement et de la fragmentation amitotique, qui amène la multiplication extrême des noyaux. Cette fragmentation amitotique a été nettement constatée et décrite par Evans (1907). Voir à la fin de cette étude la note ajoutée pendant l'impression.

mycoplasma par des suçoirs endogènes, on trouverait quelques cas où le mycoplasma émigrerait dans les espaces intercellulaires par les punctuations de la membrane, sans présenter de stade nucléolaire.

Il faut dire que les figures d'Eriksson s'interprètent tout aussi facilement en admettant un mycélium intercellulaire envoyant, dans les cellules plus ou moins détériorées par cette attaque, des suçoirs à contenu fortement chromatique (ce qui n'est pas rare).

Aussi Eriksson se donne-t-il beaucoup de mal pour essayer de démontrer que les suçoirs en question sont bien endogènes. Il fait valoir qu'il trouve de grandes plages avec mycoplasma nucléolaire sans trace de mycélium intercellulaire, et que d'autre part il ne trouve jamais de protomycélium ou de mycélium sans mycoplasma nucléolaire concomitant.

On peut répondre à cela que l'action d'un parasite peut fort bien se faire sentir à distance, et de fait, nous avons vu souvent des cellules à cytoplasma altéré et à noyau déformé à une distance souvent assez considérable de cellules infectées; il y a même des cas où les noyaux sont plus déformés dans les cellules voisines des cellules infectées que dans celles-ci (Maire, 1911).

Il faudrait d'autre part qu'Eriksson démontrât l'origine commune et l'identité de nature des „nucléoles“ et des „suçoirs endogènes“; cet auteur n'apporte pas, à notre avis, de preuve suffisamment convaincante sur ce point, et l'on remarquera qu'aucune de ses figures ne représente un nucléole commençant à former son filament migrateur.

Il nous semble donc, jusqu'à plus ample informé, fort difficile de suivre Eriksson sur le terrain des „suçoirs endogènes“.

L'étude approfondie consacrée par Evans (1907) aux mycéliums des Rouilles des céréales étant restée en dehors de la question du mycoplasma, il nous faut aller jusqu'en 1910 pour trouver d'autres documents sur ce sujet.

Zach (1910) étudie à nouveau, au point de vue cytologique, les relations de l'hôte et du parasite dans les taches de rouille des céréales, et conclut nettement contre la théorie du mycoplasma. Il admet que la plupart des particularités de structure décrites par Eriksson, et en particulier le mycoplasma nucléolaire, doivent être rapportées à des phénomènes de phagocytose; pour lui la cellule parasitée et les suçoirs se détruiraient mutuellement. Il compare ces phénomènes à la phagocytose des champignons des mycorrhizes d'Orchidacées et des Schizomycètes des tubercules radicaux des *Alnus*.

Les „nucléoles“ isolés d'Eriksson seraient pour lui des corps excrémentitiels, et les filaments minces réunissant certains d'entre eux à la paroi seraient des débris de suçoirs ou d'hyphes intracellulaires.

Zach signale aussi la présence de mycélium dans de jeunes ovaires, en voie de développement, d'un Blé croissant dans un champ

où abondait le *Puccinia glumarum*; il admet que ce mycélium était entré dans l'ovaire par son insertion et que ce phénomène pourrait produire dans certains cas la transmission de la rouille par les semences.

Malheureusement le travail de Zach prête à certaines critiques, qu'Eriksson (1910) ne s'est pas fait faute de formuler. Tout d'abord il manque de renseignements sur les conditions d'infection du matériel étudié, et puis Zach a étudié surtout les régions centrales des taches, c'est à dire celles où les cellules de l'hôte sont le plus altérées. Il a figuré des cellules en dégénérescence dans lesquelles il semble qu'il y ait des filaments également dégénérés provenant probablement des suçoirs. Mais ce sont là des états de dégénérescence très avancée qui sont assez différents de ce qu'a figuré Eriksson. Aussi les conclusions de Zach, bien que très vraisemblables, n'apportent-elles pas d'arguments absolument convaincants contre la théorie d'Eriksson.

En définitive, il n'y a donc pas à l'heure actuelle, de preuves certaines de l'exactitude ou de l'inexactitude de la théorie d'Eriksson. Cette théorie, assez vraisemblable au point de vue purement phytopathologique, est fort invraisemblable au point de vue cytologique, pour tous ceux qui sont quelque peu familiarisés avec la cytologie des Urédinales. L'examen des figures d'Eriksson suggère invinciblement, comme nous l'avons vu, l'idée que les „suçoirs endogènes“ ne sont que des suçoirs ordinaires, et il semble d'autre part bien difficile d'admettre que des champignons hautement différenciés, comme les Urédinales, puissent présenter une forme aussi réduite qu'une „Monère“ et même plus encore. On pourrait répondre que chez quelques Protistes il existe des stades chromidiaux sans noyaux apparents; mais ces stades chromidiaux sont loin d'être comparables au mycoplasma d'Eriksson, car on y trouve toujours, soit les noyaux oxychromatisés (Plasmodiophoracées), soit des chromidies représentant la substance nucléaire disséminée dans le cytoplasma (*Actinosphaerium*), tandis que le mycoplasma ne présenterait, pendant la plus grande partie de son développement, aucune différenciation.

Il faut toutefois se souvenir que „le vrai n'est quelquefois pas vraisemblable“. Il est donc impossible, à l'heure actuelle, de porter un jugement définitif sur cette question. Il faudrait pour cela, comme le fait justement remarquer Eriksson, de nouvelles recherches, prolongées pendant quelques années dans diverses régions, sur les conditions d'apparition des épidémies de rouille, et des investigations cytologiques comparées effectuées de divers côtés sans idées préconçues. Il est impossible de dédaigner, sous prétexte d'invraisemblance, une théorie basée sur d'aussi nombreuses, d'aussi patientes et d'aussi persévérantes recherches que celles d'Eriksson.

D. Choix des hôtes par les Urédinales.

Sous ce titre nous étudierons d'abord les règles qui aident à la recherche des hôtes chez les Urédinales hétéroxènes, puis le choix plus ou moins restreint que fait l'Urédinale parmi les végétaux, puis l'origine des espèces, qu'il est impossible de séparer du choix des hôtes, et enfin l'origine de l'hétéroxénie.

1. Recherche des hôtes chez les Urédinales hétéroxènes.

Au début des travaux sur l'hétéroxénie, les relations entre les formes imparfaites étaient recherchées d'une manière purement empirique. Lorsqu'on trouvait, au voisinage d'une forme écidienne, une forme téléutosporifère, ou réciproquement, on cherchait, par des expériences d'infection, s'il existait des relations entre ces formes.

Lorsque grâce à cette méthode empirique, à des tâtonnements nombreux, le nombre des cas d'hétéroxénie connus s'est augmenté, on s'est demandé s'il n'y aurait pas quelque régularité dans le choix de leurs hôtes par les Urédinales hétéroxènes.

On a d'abord constaté que les deux générations attaquent toujours des hôtes très éloignés dans la classification: on remontre généralement des couples d'hôtes tels que Gymnosperme-Dicotylédone (*Melampsora Larici-Capreae*, *Gymnosporangium Sabinae*, etc.), Monocotylédone-Dicotylédone (*Puccinia graminis*, *Melampsora Allii-fragilis*, etc.), rarement des couples tels que Monocotylédone-Monocotylédone (*Puccinia Smilacae-arum-Digraphidis*: Liliales-Glumiflore) ou Dicotylédone-Dicotylédone (*Puccinia septentrionalis*: Ranale-Polygonale, *Melampsora Evonymi-Caprearum*: Sapindales-Salicales). Klebahn (1904) a dressé un tableau très instructif de ces relations.

D'autre part Dietel (1898) montrait que les *Rhamnus*, hôtes du stade écidien de *Puccinia coronata*, présentent également une Micro-Urédinale, *P. Mesnierana*, dont les téléutospores sont morphologiquement identiques à celles de *P. coronata*. Fischer (1898) remarque qu'il en est de même dans beaucoup d'autres cas, et il énumère ainsi un grand nombre de couples formés par une Hétéro-Eu-Urédinale et une Urédinale raccourcie autoxène, à téléutospores morphologiquement identiques, celles de la seconde habitant l'hôte écidien de la première. En voici quelques exemples:

Puccinia Phragmitis, I. sur *Rumex* — *Pucc. ornata*, III. sur *Rumex*.

P. Caricis-montanae, I. sur *Centaurea Scabiosa* — *P. Asteris*, III. sur *Centaurea Scabiosa*.

Chrysomyxa Ledii, I. sur *Picea excelsa* — *Chrysomyxa Abietis*, III. sur *Picea excelsa*.

Uromyces Pisi, I. sur *Euphorbia cyparissias* — *U. scutellatus*, III. sur *Euphorbia cyparissias*.

Tranzschel (1904) a eu l'idée d'appliquer ce parallélisme à la recherche des cas encore inconnus d'hétéroxénie. C'est ainsi qu'il a pu prévoir, et vérifier ensuite par l'expérience, les relations entre *Uromyces Rumicis* et un *Aecidium* sur *Ranunculus Ficaria*, entre *U. Veratri* et un *Aecidium* sur *Adenostyles*, entre *Puccinia Pruni* et *Aecidium punctatum*, etc.

Cette méthode, bien que n'étant pas d'une application générale, rend de grands services pour l'étude de l'hétéroxénie. On connaît aujourd'hui, grâce aux beaux travaux de Plowright, de Klebahn, d'Eriksson, de Fischer et de ses élèves, de Juel, de Bubák, de Dietel, de Tranzschel, et d'autres encore en Europe, d'Arthur, de Kellermann, de Farlow, en Amérique, de Mac Alpine en Australie, de très nombreuses Urédinales hétéroxènes.

2. Pléophagie et spécialisation.

Les nombreuses recherches effectuées tant sur les Urédinales hétéroxènes que sur les autoxènes, ont montré que la plupart de ces champignons sont strictement adaptés à parasiter une espèce ou quelques espèces voisines: c'est la spécialisation. Toutefois quelques Urédinales ont moins d'exigences et sont capables d'attaquer des hôtes nombreux et très différents: c'est la pléophagie. Il y a naturellement divers degrés de spécialisation comme de pléophagie.

a) Spécialisation: espèces biologiques et formes spéciales.

La notion de l'espèce chez les Urédinales était, avant l'ère des recherches expérimentales, basée surtout sur la morphologie. Aussi la plupart des auteurs réunissaient-ils en une seule espèce de nombreux parasites de structure identique ou presque identique, attaquant des hôtes de parenté peu éloignée. Ainsi on réunissait sous le nom de *Puccinia Hieracii* un très grand nombre de parasite vivant sur diverses Composées, sous celui de *Puccinia graminis* plusieurs parasites attaquant les Graminées les plus diverses; sous le nom de *Peridermium Pini* f. *acicola* un certain nombre de *Coleosporium* vivant à l'état écidien sur les aiguilles des *Pinus*, etc.

C'est Schröter (1879) qui, le premier, a montré que certaines espèces morphologiques sont un mélange de plusieurs types biologiquement distincts, types qui ont été nommés par Klebahn (1892) espèces biologiques. Les espèces biologiques (espèces-sœurs, espèces physiologiques) ont été étudiées depuis par de nombreux chercheurs, et personne ne doute plus aujourd'hui de la spécialisation du parasitisme à l'intérieur des vieilles espèces morphologiques: c'est une notion devenue classique.

Beaucoup d'espèces biologiques, lorsqu'on les étudie avec soin, se caractérisent non seulement par leur spécialisation, mais encore par des caractères morphologiques très délicats et plus ou moins constants, d'autres au contraire sont absolument identiques dans leur morphologie, en apparence tout au moins. Comme le fait remarquer Klebahn (1904), l'emploi des méthodes biométriques permettrait peut-être de constater des différences morphologiques même chez ces dernières.

Outre la spécialisation, le type de développement permet aussi de caractériser des espèces biologiques.

Eriksson a introduit le terme „forme spécialisée“ ou „forme spéciale“ (*forma specialis*), pour désigner des types biologiques distingués à l'intérieur d'espèces biologiques. Ce terme permet, dans les cas où la spécialisation est poussée très loin, de ne pas multiplier indéfiniment les espèces biologiques. La distinction entre espèces biologiques et formes spéciales est d'ailleurs assez arbitraire — comme du reste la distinction entre les espèces linnéennes et les espèces élémentaires chez les plantes supérieures —. C'est ainsi que Fischer (1904) convient de désigner comme espèces biologiques les parasites, morphologiquement identiques ou à peine distincts, spécialisés sur des plantes de genres différents, et comme formes spéciales ceux qui sont spécialisés sur des espèces d'un même genre. D'autre part, chez les Urédinales hétéroxènes, Eriksson distingue ordinairement comme espèces biologiques les parasites ayant des hôtes différents aux deux générations (*Puccinia coronata*, *coronifera*), et comme formes spéciales ceux qui ont le même hôte pour l'une de leurs générations et des hôtes différents pour l'autre (*P. graminis*, f. sp. *Triticici*, f. sp. *Secalis*, f. sp. *Avenae*, f. sp. *Poae*, etc.); tandis que Klebahn considère comme espèces biologiques des *Coleosporium* qui se trouvent dans le second cas.

Il y a d'ailleurs en réalité, comme le disent Fischer et Klebahn, toutes les transitions entre les formes spéciales (dont certaines ne possèdent qu'une spécialisation imparfaite) et les espèces les plus nettement caractérisées à la fois morphologiquement et biologiquement. Un tableau publié par Klebahn (1904, p. 145) montre clairement presque tous ces degrés de différenciation.

b) Valeur de la spécialisation.

L'étude de nombreuses espèces biologiques a fait surgir immédiatement de nouveaux problèmes. On s'est d'abord demandé quelle est la valeur des résultats négatifs dans les expériences d'infection. La plupart des expérimentateurs, se basant sur une longue pratique, admettent aujourd'hui qu'on peut avoir confiance dans ces résultats

négatifs lorsqu'ils sont basés sur un certain nombre d'essais (Fischer, 1904). Toutefois il ne faut pas oublier que, comme l'a montré Plowright (1901), certaines plantes peuvent être momentanément réfractaires à l'infection, et que certaines races d'une même espèce jouissent d'une immunité plus ou moins complète.

On a recherché aussi si la spécialisation est absolue. Dans bien des cas il en est ainsi: la spécialisation est si accentuée qu'elle a permis de reconnaître la véritable nature d'un hôte hybride (Klebahn, 1901, 1902; Eriksson, 1895). Par contre il existe certainement des formes imparfaitement spécialisées: par exemple *P. graminis* f. *Tritici* (Eriksson, 1894, 2), *P. Convallariae-Digraphidis*, *Melampsora Larici-epitea*, *M. Larici-Daphnoidis*, *Puccinia Pringsheimiana*, *P. nigri-acutae* (Klebahn, 1904). De plus la spécialisation peut ne pas être identique dans diverses régions: ainsi les expériences de Carleton (1899) et de Bolley et Pritchard (1906) montrent qu'en Amérique le *P. graminis* est moins étroitement spécialisée qu'en Suède.

Neger (1902) s'est aussi demandé si la spécialisation des urédos ne pouvait pas être différente de celle des écidies. Il pense que chez le *P. graminis*, par exemple, la spécialisation vis-à-vis des plantes portant les téléutospores a dû commencer par les urédospores, puis se montrer ensuite dans les écidiospores, de sorte qu'on pourrait trouver des formes possédant déjà la première spécialisation sans avoir encore acquis la seconde. Cette hypothèse ne repose jusqu'à présent sur aucun fait, et, pour le *P. graminis*, les recherches d'Eriksson ont au contraire montré que la spécialisation des écidiospores correspond parfaitement à celle des urédospores.

c) Pléophagie.

Si les recherches récentes ont le plus souvent montré la spécialisation d'espèces morphologiques que l'on croyait pléophages, elles ont aussi parfois mis en évidence des cas de pléophagie tout-à-fait inattendus. Ainsi Fischer (1904) et Klebahn (1904) ont montré que le *Cronartium asclepiadeum*, dont le stade écidien est spécialisé sur le *Pinus silvestris*, est nettement pléophage quant à son stade téléutospore, qui se développe sur *Vincetoxicum officinale* (Asclépiadacée), *Grammatocarpus volubilis* (Loasacée), *Paeonia officinalis*, *tenuifolia*, *peregrina* (Renonculacées), *Impatiens Balsamina* (Balsaminacée), *Nemesia versicolor* (Scrofulariacée), *Verbena teucrioides*, *erinoides* (Verbénacées). Tranzschel (1905, 1907, 1909) a découvert le plus bel exemple connu d'Urédinale pléophage: il s'agit du *Puccinia Isiacae*, dont les urédospores et les téléutospores croissent sur le *Phragmites communis*, et dont les écidies peuvent se développer sur 22 espèces appartenant à 9 familles, soit: *Lepidium*, *Draba*, *campestre*, *perfoliatum*, *Raphanus*

sativus, *Barbarea vulgaris*, *Erysimum cheiranthoides*, *Nasturtium palustre*, *Sisymbrium Sophia*, *Thlaspi arvense*, *ceratocarpum*, *Capsellea bursa-pastoris*, *Biscutella* sp. (Crucifères), *Cleome spinosa* (Capparidacée), *Stellaria media* (Caryophyllacée), *Spinacia oleracea* (Chénopodiacee), *Bupleurum rotundifolium*, *Anethum graveolens* (Ombellifères), *Valerianella olitoria* (Valérianacées), *Myosotis intermedia* (Borraginacée), *Galeopsis tetralix*, *Lamium purpureum* (Labiées), *Veronica arvensis* (Scrofulariacée). Et à cette liste il faudra probablement ajouter *Isatis tinctoria*, *Brassica oleracea*, et peut-être d'autres plantes encore.

Pour Hennings (1901), la pléophagie aurait été réduite aux hôtes de même structure: c'est une opinion qui ne peut plus être admise aujourd'hui.

E. Origine des espèces chez les Urédinales.

La découverte des espèces biologiques apportait un élément fort important aux recherches sur l'origine des espèces. Aussi les mycologues étudiant les Urédinales se sont-ils presque tous vivement préoccupés de l'origine des espèces dans ce groupe. Nous avons vu que celles-ci sont définies par trois ordres de caractères: morphologie, spécialisation et type de développement. Il y a donc lieu d'étudier l'origine de ces trois ordres de caractères.

a) Origine des caractères morphologiques.

Nous savons peu de choses sur l'origine des caractères morphologiques chez les Urédinales. On serait tenté d'admettre que la spécialisation peut faire apparaître, au bout d'un certain nombre de générations, des caractères morphologiques spéciaux, mais cette opinion ne repose encore sur aucune donnée positive. Elle paraît toutefois probable lorsqu'on voit des espèces très voisines parasiter des plantes également très voisines (*Melampsora Ribis-viminalis* et *Ribis-purpureae*). Les recherches de Mayus (1903) ont d'ailleurs montré qu'il y a souvent, mais pas toujours, parallélisme entre la structure des écidies et celle de l'hôte.

Des études biométriques sur les formes spéciales nous renseigneraient peut-être à ce sujet.

Il y a toutefois des cas où la spécialisation ne pourrait être invoquée: on trouve, par exemple, sur l'*Euphorbia cyparissias* plusieurs espèces d'*Uromyces*, morphologiquement distinctes, quoique très affines (*U. alpestris*, *Kalmusii*, *striolatus*, *scutellatus*) (Tranzschel, 1910).

Nous savons d'autre part que certains caractères morphologiques peuvent être déterminés par les facteurs externes. C'est ainsi que

Mayus (1903) a observé des variations de structure dans les écidies, en particulier dans les cellules du périidium, sous l'influence de conditions diverses de nutrition ou d'éclairement. Mais rien ne nous permet jusqu'à présent d'affirmer la transmission héréditaire de ces caractères, et d'autre part ces observations nous conduisent à n'utiliser les caractères morphologiques, chez les Urédinales comme ailleurs, qu'avec beaucoup de prudence.

b) Origine des types de développement.

L'origine des types de développement a donné lieu à de nombreuses controverses, sauf peut-être celle du type Pyro-Urédinale, qui paraît évidente.

Les Pyro-Urédinales sont en effet des parasites capables de se maintenir toute l'année sous forme d'urédos, et ayant en conséquence perdu leurs autres formes de spores. Certains de ces types sont bien fixés (*Uredo alpestris*, *U. Andropogonis-hirti*, *U. Poae-sudeticae*), d'autres au contraire ne sont que des états locaux d'une espèce normale, comme l'*Uromyces Fabae* réduit à ses urédos à Quito. Ce dernier cas est comparable à celui de l'*Uncinula spiralis*, qui n'existe ordinairement chez nous que sous la forme conidienne, alors que les périthèces, si rares en Europe, sont fréquents aux États-Unis.

L'origine des Endo-Urédinales paraît également évidente au premier abord. Il semble bien que ce soient des formes écidiennees devenues isolées et adaptées à cet isolement. Et cependant cette manière de voir a été combattue par Dietel (1908) qui considère les Endo-Urédinales comme des formes téléutosporifères reliées aux formes normales par des genres comme *Puccinosira*; et par Barclay (1891) qui considère ce type comme primitif. Ces opinions ne sont guère admissibles depuis l'étude cytologique des *Endophyllum*; ces parasites sont bien de véritables formes écidiennees isolées, passant de la diplophase à la haplophase par la dissociation du synkaryon de l'écidiospore dans un promycélium qui, sous sa forme la plus parfaite, présente une convergence remarquable avec la baside. Nous avons d'ailleurs montré (Maire, 1900) que chez l'*Endophyllum Valerianae-tuberosae* le promycélium est imparfait, et que chez l'*E. Sempervivi* on trouve des formes où la germination est exactement celle des écidiospores ordinaires. L'étude cytologique des *Puccinosira* serait très désirable.

Quant aux autres types, on ne saurait admettre leur indépendance. Nous avons vu en effet que, très souvent, sur les hôtes des écidies des Hétéro-Eu-Urédinales, on trouve aussi des formes raccourcies dont les téléospores sont identiques à celles des premières. Ce fait con-

duit à admettre que les types raccourcis présentent avec les types complets des relations très étroites. L'origine de ces types est expliquée par diverses théories.

Pour Dietel (1887), Magnus (1898) et Fischer (1904), le type primitif aurait été le type Eu-Urédinale, et les autres types seraient dûs à des régressions par raccourcissement du développement. Pour Dietel (1899) (seconde manière) le type primitif aurait possédé uniquement des téléutospores: ce serait le type Micro-Urédinale. Les autres formes de spores seraient apparues secondairement. Lindroth (1902) admet aussi que les Micro-Urédinales peuvent aussi bien être considérées comme primitives que comme dérivées.

Enfin, selon Barclay (1891), le type primitif serait le type Endo-Urédinale, et les formes urédosporifère et téléutosporeifère résulteraient de néoformations intercalées entre la téléutospore écidiosporifère primitive et la baside.

La théorie de Barclay, quoique renfermant une idée excellente, comme nous le verrons plus loin, est difficilement admissible pour les raisons exposées ci-dessus à propos des Endo-Urédinales.

La théorie de Dietel (première manière) et de Fischer s'appuie sur un certain nombre de faits. Les observations de Johanson (1886) et de Magnus (1893, 1900) ont montré que les Micro-Urédinales dominent dans les régions septentrionales ou alpines, et les expériences d'Ivanoff (1907) et de Schneider (1906) nous apprennent que le climat alpin influence directement les Urédinales et tend à raccourcir leur développement en réduisant la production des urédos. D'après Smith (1904) la sécheresse empêche la formation des écidies et des urédos chez *Puccinia Asparagi* et favorise au contraire la formation des téléutospores; d'après Morgenthaler (1910), dans des organes âgés ou insuffisamment nourris, il ne se forme d'ordinaire que des téléutospores. Tous ces faits conduisent Fischer à admettre que les types incomplets de développement résultent le plus souvent de l'action directe des climats septentrional, alpin ou désertique sur des types complets doués d'une certaine plasticité, et par conséquent à admettre l'existence antérieure de ces derniers. Ces raccourcissements, fixés et devenus héréditaires, constituent des caractères spécifiques permettant de séparer des Urédinales morphologiquement identiques.

La théorie de Dietel (deuxième manière) a d'autre part pour elle les nombreux faits qui montrent les urédospores et les écidiospores comme des organes essentiellement adaptatifs, de formation récente, et imparfaitement différenciés dans certain cas.

Pour nous chacune de ces théories contient une part de vérité, mais elles sont toutes deux trop exclusives, pour n'avoir pas suffisamment tenu compte des données cytologiques, qui d'ailleurs étaient

encore imparfaites à l'époque où elles ont été formulées. Si l'on remarque que la spermogonie se présente comme un organe témoin très ancien, que les écidiospores, insuffisamment différenciées dans bien des cas des urédospores, et ces dernières elles-mêmes, se présentent comme des adaptations secondaires à une dissémination intense, on arrivera à la conclusion que les Urédinales primitives étaient voisines du type Catopsi-Urédinale, sous-type Lepto. Elles présentaient des spermogonies peut-être encore fonctionnelles, et l'œuf ou les œufs donnaient naissance, sur un tronçon diploïde très réduit, à des basides. Une première adaptation a amené l'enkystement de la jeune baside, puis de nouvelles adaptations ou mutations ont intercalé dans le tronçon diploïde des écidiospores et des urédospores, constituant ainsi l'Urédinale complète. Celle-ci à son tour a pu, dans certaines circonstances, perdre ses urédospores, peut-être même ses écidiospores et redevenir incomplète. Cette évolution régressive au sens de Fischer, serait relativement récente, tandis que l'évolution progressive à laquelle est due la formation des Urédinales complètes doit être extrêmement ancienne.

c) Origine de la spécialisation.

L'identité morphologique de beaucoup de formes spécialisées et l'existence de spécialisations incomplètes font admettre que ces formes ont une origine commune. Lorsqu'on recherche cette origine deux hypothèses se présentent à l'esprit (Fischer, 1898):

1° La forme ancestrale était monophage (univore), et ses descendants se sont peu à peu adaptés à de nouveaux hôtes, uniques ou plus ou moins nombreux.

2° La forme ancestrale était pléophage (plurivore) et attaquait toutes les espèces aujourd'hui parasitées par ses descendants spécialisés peu à peu par adaptation à un seul hôte.

Il est fort difficile de faire un choix absolu entre ces deux hypothèses. L'existence de formes primitives pléophages s'accorde fort bien avec ce que nous savons du parallélisme de formes raccourcies autoxènes et d'Hétéro-Eu-Urédinales; elle semble également justifiée par l'étude de nombreux exemples de spécialisation imparfaite (Klebahn, 1904, p. 153—155); mais l'hypothèse inverse reste admissible dans la plupart des cas. On connaît d'ailleurs plusieurs exemples d'Urédinales ayant attaqué des hôtes absolument nouveaux pour elles (*Puccinia Malvacearum*, *Cronartium ribicola*, etc.).

Dietel (1899) admet la deuxième hypothèse et cite un certain nombre de faits qui semblent bien s'accorder avec elle; en somme il considère la pléophagie comme primitive. Klebahn (1904), s'appuyant sur les exemples d'attaque de nouveaux hôtes cités plus haut,

admet une pléophagie d'acquisition récente. Il reconnaît toutefois que les cas cités peuvent s'expliquer par une pléophagie primitive ayant persisté potentiellement dans le parasite; mais il admet que l'on pourrait créer aussi, par accoutumance, une tendance à la pléophagie chez des Urédinales fortement spécialisées.

Au fond le problème revient donc à rechercher si la pléophagie est primitive ou récente. Il est probable que les deux hypothèses se trouvent réalisées dans des cas différents, ou même successivement. On pourrait admettre en effet dans certains cas une pléophagie transitoire (Eriksson, 1894, 2).

Comment a pu se produire, dans l'une ou l'autre hypothèse, la spécialisation? Et tout d'abord, comment pourrait s'être produite la perte du pouvoir d'infection d'un parasite pléophage vis-à-vis de la plus grande partie de ses hôtes?

Magnus (1894) admet qu'un parasite, forcé, par suite de la répartition géographique de ses hôtes, de se contenter d'une seule plante nourricière dans certaines régions, s'adapte à celle-ci, et subit une série de modifications lentes, qui, n'étant pas corrigées par des passages sur des hôtes différents, s'additionnent et amènent la formation d'une race nouvelle, héréditairement caractérisée par sa spécialisation. La même théorie s'appliquerait à des espèces spécialisées sur un petit nombre d'hôtes. La même dissociation pourrait se produire dans le cas où les divers hôtes se développent à ses saisons différentes.

En admettant la théorie de Magnus, on devrait pouvoir, partant d'une espèce pléophage, obtenir une race plus ou moins complètement spécialisée, après un certain nombre de générations, par culture exclusive sur un seul hôte. Klebahn (1904) a cherché à vérifier la chose expérimentalement. Il s'est adressé au *Puccinia Smilacearum-Digraphidis*, espèce dont les téléotspores se développent sur *Phalaris arundinacea*, et dont les écidies croissent indifféremment sur *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria maialis*, *Maianthemum bifolium*, *Paris quadrifolia*. Il a cultivé cette espèce pendant onze années, en lui donnant comme hôte écidien le seul *Polygonatum multiflorum*. De temps en temps il essayait le pouvoir d'infection des téléotspores ainsi obtenues vis-à-vis des autres hôtes du stade écidien. Il a ainsi constaté que le pouvoir d'infection avait, au bout de quelques années, complètement disparu vis-à-vis de *Paris quadrifolia*, et fortement diminué vis-à-vis de *Convallaria maialis* et de *Maianthemum bifolium*.

Comment, d'autre part, peut se faire l'extension d'un parasite sur des hôtes nouveaux?

Ward (1905) a montré que le *Puccinia bromina*, parasite des *Bromus*, peut-être divisé en formes spéciales, dont chacune est spécialisée sur une section du genre *Bromus*. Mais la spécialisation n'est

pas absolue, et certaines espèces peuvent être infectées par deux formes spéciales. Après passage par ces „espèces-ponts“ (bridging species) comme les appelle Ward, une forme spéciale est capable d'attaquer des hôtes qu'elle ne pouvait antérieurement infecter. Il est fort possible qu'après un tel transfert, une forme spéciale puisse perdre peu à peu son pouvoir d'infection vis-à-vis de ses anciens hôtes.

Tous ces résultats montrent nettement que les hôtes peuvent présenter une influence spécialisatrice, et l'on serait tenté de voir là la cause unique de la spécialisation.

Mais Klebahn objecte que de nombreuses espèces biologiques ou formes spéciales sont toujours intimement mêlées dans la nature, dans l'espace et dans le temps, de sorte que la spécialisation ne peut s'expliquer pour elles par la localisation exclusive sur un seul hôte. Il en est ainsi, par exemple, pour les *Coleosporium Sonchi*, *Senecionis*, *Euphrasiae*, *Campanulae*, etc. Il est également impossible d'expliquer par des adaptations progressives l'invasion brusque d'hôtes nouveaux par certaines Urédinales, comme, par exemple, celle du *Nemesia versicolor* par le *Cronartium asclepiadeum*. L'affinité chimique entre les protoplasmas des hôtes peut bien être invoquée pour le cas du *Puccinia Malvacearum* envahissant les Malvacées d'Europe, elle ne peut plus l'être pour le *Cronartium asclepiadeum* envahissant le *Nemesia versicolor* ou le *Verbena teucrioides*. Nous sommes donc conduits à admettre l'existence dans le parasite de facteurs internes favorisant la spécialisation ou au contraire la pléophagie, et à considérer celles-ci comme dues le plus souvent à des phénomènes de mutation (Fischer, 1898; Klebahn, 1904; Krieg, 1908).

Il faut aussi tenir compte des changements qui peuvent se produire dans la plante nourricière, que nous avons jusqu'ici considérée comme une constante. Ainsi Dietel (1903) admet que les Urédinales des Rosacées et des Légumineuses descendent d'un même ancêtre, qui parasitait les ancêtres communs de ces deux familles. Fischer (1908) cite à ce propos des expériences de Steiner montrant que le *Sphaerotheca Humuli*, parasite des *Alchemilla*, n'attaque l'*Alchemilla alpina* (sensu lato) qu'en serre. Bien qu'on ne connaisse jusqu'à présent aucun fait analogue chez les Urédinales, il n'y a pas lieu d'en exclure la possibilité. Aussi est-ce par des modifications, soit adaptatives soit mutatives, des hôtes, que Fischer (1908) explique la spécialisation du *Puccinia Hieracii* démontrée par les expériences de son élève Probst, spécialisation tellement accentuée que des *Hieracium pilosella* subsp. *vulgare* de deux stations différentes ont leurs formes spéciales.

En définitive nous pouvons dire, avec Fischer, que l'origine de la spécialisation s'explique suivant les cas:

1° par l'extension à de nouveaux hôtes d'un parasitisme restreint, avec perte de la faculté de parasiter les hôtes primitifs, phénomène qui résulte soit de mutations du parasite, soit de son adaptation exclusive à un hôte, soit encore de changements dans la réceptivité des hôtes.

2° par la réduction du cercle des hôtes d'un parasite pléophage, soit par adaptation progressive à un seul hôte isolé dans le temps ou dans l'espace, soit par mutation du parasite, soit par mutation de l'hôte, par exemple par sa dissociation en petites espèces, dont chacune spécialise son parasite.

F. Origine de l'hétéroxénie.

L'origine de l'hétéroxénie chez les Urédinales est encore extrêmement obscure. Jusqu'à présent on n'a jamais pu observer directement l'apparition d'aucun cas d'hétéroxénie, ni dans la nature, ni dans l'expérimentation. Nous en sommes donc réduits à des hypothèses. La plupart d'entre elles ont pour base le fait, dont nous avons déjà parlé, de la présence sur l'hôte écidien d'une Urédinale hétéroxène, d'une Urédinale autoxène morphologiquement semblable à celle-là. Ces hypothèses sont les suivantes.

1° Hypothèse de Dietel (première manière). — Une forme primitive, autoxène et complète, parasitait la plante (ou le groupe de plantes) sur laquelle se développe aujourd'hui le stade écidien. Cette forme a évolué dans deux directions, en donnant deux formes nouvelles. L'une de celles-ci a continué à parasiter exclusivement l'hôte écidien, avec ou sans raccourcissement de son développement; l'autre a transféré son stade téléutospore (et urédospore) sur un ou d'autres hôtes ordinairement sans parenté avec l'hôte primitif (Dietel, 1887; Magnus, 1898).

2° Hypothèse de Dietel (seconde manière). — Une forme primitive possédant seulement des téléutospores vivait sur l'hôte actuel du stade écidien. Elle a évolué par apparition de nouvelles formes de spores (écidiospores et urédospores), avec ou sans émigration du stade urédo-téléutospore sur de nouveaux hôtes (Dietel, 1899).

3° Hypothèse de Fischer. — Une forme primitive autoxène et complète était pléophage, attaquant à la fois les hôtes actuels du stade écidien et du stade téléutospore. Elle a évolué dans deux directions: d'un côté en restant autoxène, avec ou sans raccourcissement, et avec spécialisation sur un seul hôte; de l'autre en spécialisant son stade écidien sur un hôte et son stade urédo-téléutospore sur l'autre (Fischer, 1898, 1904).

La question semble à première vue se rattacher à celle de l'origine des types de développement, mais il n'en est pas sûrement ainsi, l'hétéroxénie pouvant être d'origine plus récente que les types de développement; aussi est-il difficile de faire intervenir dans cette question de l'hétéroxénie les arguments que nous avons utilisés dans l'autre. L'hypothèse de Fischer est, au premier abord, très séduisante; elle permettrait d'expliquer assez facilement l'origine de l'hétéroxénie par des adaptations graduelles. Mais Magnus (1898), Dietel (1899), Klebahn (1904) ont fait valoir divers arguments contre cette explication. Tout d'abord il n'y a pas, disent-ils, d'exemples connus de types en même temps autoxènes et largement pléophages; et il est d'autre part difficile de considérer un type complet et pléophage comme primitif. Fischer (1904) répond que si l'on ne connaît en effet pas de types autoxènes pléophages chez les Urédinales, il en existe au moins un chez les Péronosporales à savoir *Phytophthora omnivora*. Toutefois ce type ne présente probablement pas d'alternance de phases, la réduction y suivant sans doute immédiatement la fécondation, de sorte qu'il est assez difficile de le comparer à une Urédinale. Fischer aurait pu répondre aussi au second argument de ses contradicteurs, que le type complet et pléophage qu'il suppose n'a pas besoin d'être primitif, l'hétéroxénie pouvant être relativement récente.

L'hypothèse de Dietel (première manière) a été admise par Klebahn (1904) avec quelques modifications. Klebahn fait remarquer qu'il est possible d'admettre tout aussi bien des cas de migration du stade écidien que des cas de migration du stade téléutospore; et il montre, à l'appui de cette opinion, que, si l'on trouve souvent des séries d'espèces produisant leurs téléutospores sur des plantes très différentes et des écidies morphologiquement identiques sur un seul hôte (*Coleosporium*), on rencontre également des séries d'espèces produisant leurs écidies sur des plantes très distinctes et développant des téléutospores morphologiquement identiques sur le même hôte (*Puccinia* du groupe *sessilis*). Il y aurait eu dans le premier cas une espèce primitive vivant sur les *Pinus* (dont la forme raccourcie serait *Coleosporium Pini*), espèce dont le stade téléutosporeur aurait émigré sur *Senecio*, *Euphrasia*, etc.; dans le second cas l'espèce primitive aurait vécu sur *Phalaris arundinacea* et son stade écidien aurait émigré sur *Arum*, *Allium*, *Orchis*, *Convallaria*, *Paris*, etc.

Cette hypothèse, admise également par Krieg (1908), implique, comme d'ailleurs l'hypothèse de Dietel (seconde manière), celle de changements brusques dans la biologie du parasite sous l'influence de causes internes, soit de mutations.

Entre ces hypothèses le choix est bien difficile, faute de données positives suffisantes, et nous ne pouvons que souhaiter la découverte

de faits capables d'éclairer un peu cette question obscure, comme l'observation d'un cas d'hétéroxénie en formation.¹⁾

G. Action des Urédinales sur leurs hôtes.

Les Urédinales exercent sur leurs hôtes des actions morphogènes et des actions purement physiologiques.

a) Actions morphogènes.

Lorsqu'une Urédinale envahit un organe adulte ou presque adulte, elle n'y produit ordinairement pas de déformation importante. Le plus souvent l'infection, qui reste locale, produit une simple tache, sur laquelle se développent les fructifications. Cette tache résulte de l'action du parasite sur les chloroplastes et de la pigmentation de son mycélium. Souvent on constate une hypertrophie locale plus ou moins considérable, amenant la formation d'une galle ou mycocécidie (*Puccinia graminis* sur *Berberis*, *Puccinia Caricis* sur *Urtica dioica*, etc.). Cette hypertrophie est due simplement à l'augmentation de volume des cellules parasitées et non à des néoformations. Elle peut amener des torsions plus ou moins importantes (*Puccinia Astrantiae*, *Triphragmium Ulmariae*).

Au contraire, lorsqu'une Urédinale envahit les organes encore très jeunes d'une plante, alors que ceux-ci sont encore à l'état de bourgeons, il se produit le plus souvent une infection généralisée et des déformations importantes, que l'on peut résumer de la façon suivante, en majeure partie d'après Fischer (1906):

A. Sur les tiges et les rameaux.

1° Changements du géotropisme (Balais de sorcière produits sur *Abies alba* par *Melampsorella Caryophyllacearum*, par *Puccinia Passerinii* sur *Thesium humifusum*, etc.).

2° Allongement anormal des entre-nœuds (*Centaurea montana* envahi par *Puccinia montana*).

3° Hypertrophie des organes axiles (*Vaccinium Vitis-idaea* attaqué par *Calyptospora Goeppertiana*, *Juniperus communis* parasité par *Gymnosporangium clavariiforme*, etc.).

4° Cladomanie (exagération de la ramification) amenant la formation de balais de sorcière (*Abies alba* attaqué par *Melampsorella Caryophyllacearum*).

¹⁾ Lagerheim (1893) a bien cité un cas de ce genre, mais purement hypothétique. Il faudrait observer cette apparition de l'hétéroxénie dans des cultures expérimentales.

5° Réduction ou même suppression de la ramification (Pousses d'*Euphorbia cyparissias* infectées par *Uromyces Pisi*, *scutellatus*, etc.).

6° Retour de rameaux à la forme de jeunesse (*Pinus strobus* infecté par *Cronartium ribicola*).

B. Sur les feuilles.

1° Orientation ou phyllotaxie anormales (feuilles réparties tout autour du rameau dans les balais de sorcière de l'*Abies alba*, dédoublement du verticille à 3 feuilles d'*Anemone nemorosa* attaqué par *Ochropsora Sorbi*).

2° Formes anormales (feuilles des pousses d'*Euphorbia cyparissias* infectées par *Uromyces Pisi*, *scutellatus*, etc., feuilles de *Sempervivum* attaquées par *Endophyllum Sempervivi*, etc.).

3° Transformation des feuilles normales en pièces florales (transformation d'une feuille involucrelle ou d'une portion de feuille involucrelle en sépale chez *Anemone nemorosa* attaqué par *Ochropsora Sorbi*).

4° Transformation de feuilles persistantes en feuilles caduques (Balais de sorcière d'*Abies alba*).

C. Sur les inflorescences.

1° Castration complète ou incomplète des pousses infectées (phénomène très fréquent) (*Euphorbia cyparissias* infecté par *Uromyces Pisi*, *Anemone nemorosa* parasité par *Ochropsora Sorbi*, etc.).

2° Modifications ou déformations de certains organes floraux (*Anemone ranunculoides* attaqué par *Puccinia Pruni*, *Euphorbia cyparissias* infecté par *Uromyces Pisi*, etc.).

L'étude anatomique de beaucoup de ces déformations, petites ou grandes, a été faite par plusieurs auteurs, entre autres Gêneau de Lamarlière (1898, 1905), Wakker (1892), Woernle (1894), Hartmann (1892), Fentzling (1892), Maire (1907), Stämpfli (1910). Ces recherches ont montré qu'en général l'infection par les Urédinales tend à parenchymatiser, avec ou sans hypertrophie, les tissus attaqués; soit en définitive à ramener les tissus de l'hôte vers un état moins différencié. Il y a toutefois quelques exceptions à cette règle, en particulier la formation de sclérenchyme dans la tige de *Cirsium arvense* attaqué par *Puccinia suaveolens*. Quant aux modalités de ces actions elles sont extrêmement nombreuses, et nous ne pouvons entrer ici dans leur détail; remarquons toutefois qu'une Urédinale hétéroxène peut produire sur ses deux hôtes des mycécidies de structure fort différente: il en est ainsi pour les *Gymnosporangium*.

b) Actions physiologiques.

Les Urédinales qui envahissent les organes dans les bourgeons ont une action excitante, qui se traduit par une croissance plus rapide des organes envahis. C'est ainsi que le développement des tiges

d'*Euphorbia cyparissias* attaquées par *Uromyces Pisi* est plus précoce que celui des tiges normales. Mais l'action du parasite sur les chloroplastes diminue le pouvoir assimilateur. Aussi, lorsque la plante est totalement infectée, elle ne tarde pas à mourir après épuisement de ses réserves. Il n'en est pas de même lorsqu'une portion de la plante est seule parasitée: cette partie infectée peut vivre de longues années, en se comportant vis-à-vis du reste de la plante comme un parasite, ou tout au moins comme un hémiparasite. Il en est ainsi pour les balais de sorcière de l'*Abies alba*.

L'action excitante du parasite est aussi, le plus souvent, la cause de la castration. Elle rompt en effet l'équilibre entre les fonctions trophiques et la formation des fleurs. „Ce qui le prouve, c'est que la fertilité est rendue par des agents capables de ralentir la vitalité de la plante et de compenser ainsi l'influence excitante du parasite“ (Vuillemin, 1894), la sécheresse par exemple.

L'affaiblissement du pouvoir assimilateur et la soustraction des matériaux nutritifs destinés aux spores expliquent facilement les dommages que subissent les hôtes des Urédinales, en particulier les céréales. Ces dommages sont, on le sait, parfois extrêmement importants. Ainsi, pour ne citer qu'un exemple, l'abondance des Rouilles en 1891, a réduit d'un tiers la récolte de céréales de la Prusse, ce qui correspond à une perte de 500 millions (Sydow, 1904).

Il faut toutefois remarquer, d'après Zukal (1899), que des champs de céréales fortement rouillées donnent parfois une récolte satisfaisante, de sorte qu'une grande part des dégâts causés par les Rouilles est peut-être à attribuer aux conditions météorologiques qui ont permis le développement de celles-ci, et qui souvent se prolongent après la généralisation de l'infection.

Les modifications du métabolisme des Blés rouillés se répercutent sur la composition chimique des grains: Snyder (1905) a montré que les grains de Blé rouillé sont plus riches en protéides, en cellulose et en cendres que les grains de Blé sain; la paille de Blé rouillé est également plus riche en protéides que la paille de Blé sain.

H. Rapports des Urédinales avec le milieu extérieur. Leur distribution géographique.

Les Urédinales ne sont le plus souvent en rapport avec les facteurs externes que par l'intermédiaire de leur hôte; et comme ce sont jusqu'à présent des parasites obligatoires, on ne peut guère étudier l'action directe de ces facteurs que pendant la germination des spores. Nous avons déjà parlé de cette action sur la germination.

Les facteurs externes agissent donc directement pour favoriser ou gêner l'infection des hôtes, mais, une fois installé dans les tissus, le parasite ne leur est plus guère sensible directement, sauf peut-être pendant l'incubation, période pendant laquelle il est très sensible à l'action d'une température élevée, sans que l'hôte paraisse avoir subi aucune modification. Peut-être faut-il aussi rapporter à l'action directe des facteurs externes les variations de structure décrites par Mayus (1903) dans le périidium des écidies sous l'influence de la lumière vive et de l'ombre, quoiqu'il il soit ici encore bien difficile d'éliminer l'influence de l'hôte modifié lui-même par le milieu extérieur.

Dans ces conditions il semble que la distribution géographique des Urédinales doive dépendre uniquement de celle de leurs hôtes. Et, de fait, il en est ainsi dans les grandes lignes, avec des complications résultant de la nécessité de deux hôtes pour beaucoup d'espèces hétéroxènes (Klebahn, 1904; Fischer, 1904).

Il est toutefois un certain nombre de faits qui ne s'expliquent pas par la distribution des hôtes. Ainsi l'*Endophyllum Euphorbiae-silvaticae*, fréquent dans l'Ouest de la France, est très rare dans l'Est, bien que son hôte soit aussi fréquent dans la seconde de ces régions que dans la première. Et bien souvent un hôte fort répandu nourrit un parasite fort rare.

Il est possible que des facteurs régionaux influencent la réceptivité de l'hôte et la faculté d'infection du parasite; et il est d'autre part certain que les facteurs stationnels jouent un grand rôle. Nous ne citerons, pour montrer l'importance de ces derniers, que deux faits pris au hasard parmi nos observations personnelles.

A la Brèche-au-Diable, près Potigny (Calvados) un ruisseau a creusé une profonde coupure dans un barrage de grès armoricain. Cette coupure est sensiblement orientée de l'ouest à l'est. Or sur le versant nord le *Polypodium vulgare* est abondamment envahi par le *Melampsorella Dieteliana*, tandis que sur le versant sud, où cette fougère est presque aussi abondante, tous les individus sont sains.

Dans les olivettes de Sousse (Tunisie) on trouve en abondance le *Puccinia Megatherium* sur le *Gynandris Sisyrrinchium*. Mais alors que le *Gynandris* est à peu près uniformément réparti, les pieds infectés sont localisés dans les petites dépressions où peut persister pendant quelque temps l'eau pluviale.

On pourrait multiplier les observations de ce genre, qui sont loin d'être des nouveautés, puisqu'on en a publié d'analogues depuis Théophraste (Foëx, 1908, p. 114). La plupart concordent pour montrer que le facteur stationnel le plus important est l'humidité, qui favorise l'infection lorsqu'elle est considérable et surtout durable.

Par contre l'influence de la nature chimique du sol n'a jamais été démontrée; de même les agriculteurs n'ont jamais constaté d'action bien marquée des engrais sur les Rouilles des plantes cultivées.

III. Conclusion.

Nous avons essayé, dans ce qui précède, de résumer avec le plus de concision possible, nos connaissances actuelles sur la biologie des Urédinales, et d'exposer les nombreux problèmes que les progrès de ces connaissances ont posé de toute part.

La seule prétention de cette étude est de montrer combien nous savons peu sur ce sujet, que l'on croyait bien connu il y a une trentaine d'années. Puisse notre résumé des intéressants problèmes que soulève l'étude des Urédinales, diriger vers ces Champignons les recherches de quelques uns des nombreux biologistes que chaque année voit éclore dans tous les pays civilisés, et contribuer ainsi, par voie indirecte, au perfectionnement de cette partie de la science.

Note ajoutée pendant l'impression.

Pendant la rédaction de cette étude a paru une intéressante note de Beauverie.¹⁾ Cet auteur ayant étudié l'influence de la „Rouille du Blé“ sur les tissus de l'hôte, a constaté, tant dans le mycélium du parasite que dans les cellules des tissus parasités, la présence de nombreuses granulations métachromatiques, auxquelles il identifie les nucléoles mycoplasmatiques d'Eriksson, et les nombreux noyaux décrits dans son „protomycélium secondaire“ par Eriksson, et dans le mycélium de *Puccinia glumarum* par Klebahn, Ward, Evans. Si les observations de Beauverie sont exactes, le mycélium des Rouilles des céréales aurait la même structure que celui des autres Urédinales. Malheureusement Beauverie ne dit pas sur quelles espèces ont porté ses observations. Il serait bon de les répéter sur des spécimens de *Puccinia glumarum* bien déterminés.

¹⁾ Beauverie, C. R. Acad., 152, p. 612.

Index bibliographique.

1863. *De Bary*, Ann. Sc. Nat., sér. 4, 20, p. 87.
 1865. *De Bary*, Monatsb. Akad. Berlin, p. 28.
 1872. *Woronin*, Bot. Zeitung, 30, p. 683.
 1880. *Rathay*, Sitzb. K. Akad. Wien, 81, p. 55.
 1880. *Schmitz*, Verhandl. naturhist. Ver. preuß. Rheinlande u. Westfalens, 37, Sitzber. d. niederrh. Ges. Bonn, p. 159.
 1882. *Plowright*, Gard. Chron., 18, p. 231, 553.
 1886. *Johanson*, Bot. Centralbl., 28, p. 347, 377.
 1887. *Thaxter*, Proceed. Americ. Acad., 22, 1, p. 261.
 1887. *Dietel*, Bot. Centr., 32, p. 54, 84, 118, 152, 182, 217, 246.
 1889. *Plowright*, British Uredineae and Ustilagineae, London.
 1890—1893. *Cobb*, Agricult. Gaz. N. S. W., 1—4.
 1891. *Mac Alpine*, Dep. of Agr. Victoria Bull., 14.
 1891. *Barclay*, Trans. Linn. Soc., 3, p. 141, 234.
 1891. *Brefeld*, Untersuchungen, 9, p. 28.
 1892. *Fentzling*, Morphologische und anatomische Untersuchungen der Veränderungen, welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden. Inaug.-Dissert. Freiburg i. B.
 1892. *Hartmann*, Anatomische Vergleichung der Hexenbesen der Weißtanne mit den normalen Sprossen derselben. Inaug.-Dissert. Freiburg i. B.
 1892. *Klebahn*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 2, p. 273.
 1892. *Wakker*, Jahrb. f. wiss. Bot., 24, p. 499.
 1892. *Wüthrich*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 2, p. 84.
 1893. *Carleton*, Bot. Gaz., 18, p. 447.
 1893. *Dietel*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 3, p. 258.
 1893. *Hitchcock et Carleton*, Kansas State Agr. Coll. Exp. Stat. Bull., p. 38.
 1893. *Lagerheim*, Tromsø Mus. Aarshefter, 16, p. 105, 149.
 1893. *Magnus*, Ber. D. Bot. Ges., 11, p. 453.
 1893. *Soppitt*, Journ. of Bot., 31, p. 273.
 1894 — 1. *Eriksson*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 4, p. 67.
 1894 — 2. *Eriksson*, Ber. D. Bot. Ges., 12, p. 300, 308.
 1894. *Magnus*, Hedwigia, 33, p. 82.
 1894. *Miyoshi*, Bot. Zeitung, 52, p. 1.
 1894. *Vuillemin*, Bull. Soc. Mycol. France, 10, p. 108.
 1894. *Woernle*, Forst. naturwiss. Zeitung, p. 68, 129.
 1895. *Dietel*, Flora, 81, p. 394.
 1895. *Eriksson*, Bot. Notis., p. 251.
 1895. *Poirault et Raciborski*, Journ. de Bot., 9, p. 318, 325, 381.
 1896. *Eriksson et Henning*, Die Getreideroste, Stockholm.
 1896. *Frank*, Die Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., Breslau.
 1896. *Sappin-Trouffy*, Le Botaniste, sér. 5, p. 59—244.
 1896. *Wagner*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 6, p. 144.
 1897. *Eriksson*, C. R. Acad. Paris, 124, p. 475.
 1898. *Bolley*, Centr. Bakt., Abt. 2, 4, p. 892.
 1898. *Dietel*, in *Engler et Prantl*, Nat. Pflanzenfamilien, 1, 1**, p. 69.
 1898 — 1. *Eriksson*, Centr. Bakt., Abt. 2, 4, p. 379.
 1898 — 2. *Eriksson*, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 8, p. 6.
 1898 — 3. *Eriksson*, ibidem, p. 125.
 1898. *Fischer*, Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz, 1, No. 1.

1898. *Géneau de Lamarlière*, Rev. gén. Bot., 10, p. 225, 276.
 1898. *Linhart*, Kisértetügyi Közlemények, K. 1, F. 6, p. 335.
 1898. *Magnus*, Ber. D. Bot. Ges., 16, p. 377, 383.
 1898. *Massee*, Nat. Science, p. 337.
 1898. *Vuillemin*, Année biologique, 2, p. 115.
 1899. *Carleton*, U. S. Dep. of Agricult., Div. of Veg. Phys. and Path., Bull. No. 16.
 1899. *Dietel*, Bot. Centralbl., 79, p. 81, 113.
 1899. *Wager*, Ann. of Bot., 13, p. 575.
 1899. *Zukal*, Sitzber. K. Akad. Wien, 108, Abt. 1, p. 543.
 1900. *Hartig*, Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Aufl., Berlin.
 1900. *Jacky*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 10, p. 141.
 1900. *Klebahn*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 10, p. 70.
 1900. *Magnus*, Hedwigia, 39, p. (147).
 1900 — 1. *Maire*, C. R. Acad. Paris, 131, p. 121.
 1900 — 2. *Maire*, Journ. de Bot., 14, p. 80, 369.
 1901. *Beauverie*, C. R. Acad., 133, p. 107.
 1901. *Eriksson*, Ann. Sc. Nat., ser. 8, 14, p. 1—124.
 1901. *Hennings*, Hedwigia, 40, p. 125.
 1901. *Klebahn*, Jahrb. f. wiss. Bot., 35, p. 660.
 1901. *Plowright*, Congrès intern. de Bot. Paris 1900, p. 132.
 1901. *Ruhland*, Bot. Zeitung, 59, p. 187.
 1902. *Eriksson*, Ann. Sc. Nat., Ser. 8, 15, p. 1—160.
 1902. *Freeman*, Ann. of Bot., 16, p. 498.
 1902. *Klebahn*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 12, p. 17.
 1902. *Lindroth*, Act. Soc. Faun. Flor. Fenn., 20, No. 9.
 1902. *Maire*, Bull. Soc. Myc., 18, appendice, p. 1—209.
 1902. *Marchal*, C. R. Acad., 135, p. 1067.
 1902. *Neger*, Flora, 90, p. 221.
 1903. *Arthur*, Proceed. 23th Ann. Meet. Soc. Prom. Agr. Science.
 1903. *Bandi*, Hedwigia, 42, p. 118.
 1903. *Dietel*, Ann. Mycol., 1, p. 12.
 1903 — 1. *Eriksson*, Arch. f. Bot., 1, p. 139.
 1903 — 2. *Eriksson*, C. R. Acad. Paris, 137, p. 578.
 1903. *Mayus*, Centr. Bakt., Abt. 2, 10, p. 644, 700.
 1903. *Ward*, Phil. Trans., 196, p. 29.
 1904. *Blackman*, Ann. of Bot., 18, p. 323.
 1904. *Eriksson*, K. Vet. Akad. Handl., 38, No. 3.
 1904. *Eriksson* et *Tischler*, K. Vet. Akad. Handl., 37, No. 6.
 1904. *Fischer*, Die Uredineen der Schweiz. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, 2, 2.
 1904 — 1. *Klebahn*, Die wirtwechselnden Rostpilze, Berlin.
 1904 — 2. *Klebahn*, Ber. D. Bot. Ges., 22, p. 255.
 1904. *Massee*, Phil. Trans., 197, p. 23.
 1904. *Smith*, Bot. Gaz., 38, p. 19.
 1904. *Sydow*, Monographia Uredinearum, 1, p. XXXV.
 1904. *Tranzschel*, Soc. Imp. Natur. St. Pétersbourg, 35, p. 286.
 1905. *Arthur*, Bull. Torr. Bot. Club, 32, p. 35.
 1905. *Balls*, New Phytol., 4, p. 18.
 1905. *Bolley* et *Pritchard*, Science, N. S., 22, p. 343.
 1905. *Christman*, Bot. Gaz., 39, p. 267.
 1905 — 1. *Eriksson*, K. Vet. Akad. Handl., 39, No. 5.
 1905 — 2. *Eriksson*, Ark. f. Bot., 5, p. 1.

1905. *Géneau de Lamarlière*, Ann. Sc. Nat., Sér. 9, 2, p. 313.
1905. *Ward*, Ann. of Bot., 19, p. 1.
1906. *Blackman* et *Fraser*, Ann. of Bot., 20, p. 35.
1906. *Bolley* et *Pritchard*, North Dakota Agricult. College.
1906. *Schneider*, Centr. Bakt., Abt. 2, 16, p. 74, 159.
1906. *Tranzschel*, Trav. Musée bot. Acad. Imp. Sciences St. Pétersbourg, 3, p. 37.
1907. *Biffen*, Journ. Agr. Science, 2, p. 109.
1907 — 1. *Christman*, Trans. Wisconsin Acad. Science, 15.
1907 — 2. *Christman*, Bot. Gaz., 44, p. 81.
1907. *Fischer*, Mitt. Naturf. Ges. Bern.
1907. *Ivanoff*, Centr. Bakt., Abt. 2, 28, p. 205, 470, 615.
1907. *Lotsy*, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Jena.
1907. *Tranzschel*, Ann. Mycol., 5, p. 32.
1907. *Maire*, Bull. Soc. Bot. France, 54, p. CCVI—CCVII.
1908. *Foëx*, Rouilles des céréales, Montpellier.
1908. *Dietel*, Hedwigia, 48, p. 118.
1908. *Hariot*, Les Urédinées, Paris.
1908. *Ivanoff*, Period. Spissanié, 68.
1908. *Olive*, Ann. of Bot., 22, p. 331.
1909. *Buller*, Researches on Fungi, London.
1909. *Delacroix* et *Maublanc*, Maladies des plantes cultivées, Paris.
1909. *Schaffnit*, Ann. Mycol., 7, p. 509.
1909. *Tranzschel*, Ann. Mycol., 7, p. 182.
1910. *Brooks*, Ann. of Bot., 24, p. 585.
1910. *Eriksson*, Sitzber. K. K. Akad. Wiss. Wien, 119, p. 1043.
1910. *Kurssanow*, Zeitschr. f. Bot., 2, p. 81.
1910. *Morgenthaler*, Centr. Bakt., Abt. 2, 27, No. 1—3.
1910. *Tranzschel*, Ann. Mycol., 8, p. 1.
1910. *Tubeuf*, Naturw. Z. Forst- u. Landwirtsch., 8, p. 346.
1910. *Vuillemin*, in *Briquet*, Documents . . . de la section de nomenclature systématique au Congrès de Bruxelles 1910, p. 57.
1910. *Zach*, Sitzber. K. K. Akad. Wiss. Wien, 119, p. 307.
1910. *Stämpfli*, Hedwigia, 49, p. 230.
1911. *Maire* et *Tison*, Ann. Mycol., 9, p. 236.
-

Neueste Veröffentlichungen:

Biochemischer Kreislauf des Phosphat-Ions im Boden.

Von K. K. Hofrat Dr. Julius Stoklasa, o. ö. Prof. an der K. K. böhmischen technischen Hochschule und Direktor der Chemisch-physiologischen Versuchstation der h. Sektion des Landeskulturrates für das Königreich Böhmen, Prag. Mit 12 Tafeln. Abdruck aus dem „Centralblatt für Bakteriologie, II. Abteilung“. 1911. Preis: 6 Mark.

Das Schicksal des Phosphat-Ions im Acker-, Wiesen-, Wald- und Gartenboden nur vom chemischen Standpunkt zu betrachten, muß als ein aufzubehebendes Verfahren angesehen werden. Stoklasas Arbeit stellt die Lehre auf eine neue Grundlage; seine Resultate über den Einfluß der ausgeschiedenen Sekrete der Bakterienzelle auf die Metamorphose der wasserunlöslichen Phosphate dürfen nicht nur bei den Forschern, sondern ebenso in der Industrie die allergrößte Beachtung beanspruchen.

Boden und Klima auf kleinstem Raum.

Versuch einer exakten Behandlung des

Standortes auf dem Wellenkalk. Von Dr. Gregor Kraus, Prof. der Botanik. Mit 1 Karte, 7 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. 1911. Preis: 8 Mark.

Mit neuem, überaus gründlichem wissenschaftlichen Rüstzeug tritt der Verfasser an pflanzengeographische Probleme heran. Von der Flora des interessanten Wellen-Kalkbodens der Würzburger Umgebung geht er aus, um die Standortlehre zu vertiefen; und da er die Beschaffenheit des Standortes der Hauptsache nach als eine Funktion des Bodenstrukturs erklärt, so gewinnt er damit eine Betrachtungsweise, die seine Untersuchungen von grundlegender Bedeutung auch für andere Florengebiete werden lassen. Dem Botaniker nicht allein, sondern ebenso dem physiologischen Chemiker und dem Agrikulturchemiker werden diese Studien bedeutungsvolle Anregung geben.

Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen.

Von Professor Dr. Friedrich Czapek, Vorstand des pflanzenphysiologischen Instituts der Deutschen Universität in Prag. Mit 3 Abbildungen im Text. 1911. Preis: 2 Mark 60 Pf.

Die in der vorliegenden Arbeit beschriebene Methode zur Bestimmung der normalen Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen besteht in der Feststellung der Grenzkonzentration von Lösungen von oberflächenaktiven Stoffen von bekannter Oberflächenspannung, z. B. Äthylalkohol, welche eben imstande ist, aus Pflanzenzellen die Exosmose von leicht nachweisbaren Stoffen des Zellinhaltes zu erragen. Die Schrift wird für Botaniker und Biochemiker wie überhaupt für alle Biologen von Interesse sein.

Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen.

Neue

Methoden auf der Grundlage des symbiotischen Verhältnisses von Pflanze und Wurzelpilz. Von Dr. Hans Burgeff. Mit 42 Abbildungen im Text. 1911.

Preis: 3 Mark 50 Pf.

Seine Studien, die er in dem Werke „Die Wurzelpilze der Orchideen“ begonnen hat, setzt der Verfasser hier fort. Er kommt hier neben der wissenschaftlichen Vertiefung auch in hohem Maße den Bedürfnissen der Praxis entgegen und so wird das Buch nicht nur für den Botaniker, sondern auch für den Züchter in Kunst- und Handelsgärtnereien von Interesse sein und ihm viele neue Anregungen bringen, die eine Zukunft vor sich haben.

Die Pflanzenstoffe

Botanisch-systematisch bearbeitet

Chemische Bestandteile und Zusammensetzung der einzelnen Pflanzenarten

Rohstoffe und Produkte

Phanerogamen

von **Prof. Dr. C. WEHMER**

Dozenten an der Kgl. Technischen Hochschule zu Hannover.

1911. Preis: 35 Mark.

Pharmazeutische Zeitung, 56. Jahrg., Nr. 25 vom 29. März 1911:

In dem vorliegenden umfassenden Werke hat der Verfasser mit großem Geschick den Versuch unternommen, die Ergebnisse der bisherigen pflanzenchemischen Forschung in knappster Form übersichtlich zusammenzufassen. Es ist demselben, gestützt auf ein umfassendes eigenes Wissen, gelungen, die großen Schwierigkeiten, die sich auf einer möglichst lückenlosen Zusammenfassung entgegenstellen, durch Fleiß und Ausdauer und nicht zum wenigsten durch eine eingehende und gründliche Quellenforschung zu überwinden, so daß nunmehr ein Werk vorliegt, das als praktisches Nachschlagebuch vollste Anerkennung verdient und, soweit die Phanerogamen in Betracht kommen, auch ein vollständiges genannt werden kann. Um einen schnellen Überblick über das Ganze und eine leichte Orientierung im einzelnen zu ermöglichen, wurde die Anordnung des Materials im botanischen System gegeben. Dabei ist der Verfasser soweit wie möglich Engler-Prantl („Natürliche Pflanzenfamilien“) und dem Syllabus von Engler gefolgt.

Wir können das nahezu 1000 Seiten umfassende Buch nicht nur allen Apothekern und Ärzten, sondern auch Botanikern, Chemikern usw. als brauchbares Nachschlagewerk sehr empfehlen und man darf wohl erwarten, daß dasselbe bald in keiner einigermaßen vollständigen Bibliothek mehr fehlen wird.

Chemiker Zeitung 1911, Nr. 32:

Das Buch zeichnet sich durch große Übersichtlichkeit aus. . . . Das Werk von Wehmer kann oft Beche einen Platz beanspruchen in den botanischen, physiologischen, biochemischen und pharmazeutischen Büchereien und Laboratorien. Auch dem technischen und landwirtschaftlichen Chemiker wird das Buch in phytochemischen Fragen ein nützlicher Ratgeber sein.

Münchener med. Wochenschrift, Nr. 21 vom 23. Mai 1911:

. . . ein Nachschlagewerk, aber von seltener Exaktheit und Ausführlichkeit unter Berücksichtigung und Ausföhrung der gewaltigen Literatur bis zum letzten Jahr. Das Werk wird in Zukunft in keiner Bibliothek eines Naturforschers fehlen dürfen.

Zeitschrift für angewandte Chemie vom 28. April 1911, Heft 17:

Ein äußerst mühevolles Werk, die Frucht der Arbeit eines Dezenniums, liegt vor uns. Der ganze umfangreiche und weit verstreute Stoff, der vom Standpunkte des Botanikers in neuerer Zeit noch niemals, von dem des Chemikers auch nur in kleineren Ausschnitten oder kurzen Übersichten behandelt worden war, mußte erst zusammengetragen werden. Und wer die Schwierigkeiten kennt, die darin liegen, die häufig einander widersprechenden Angaben verschiedener Autoren zu sichten und richtig zu bewerten, wird die hier geleistete Arbeit besonders zu würdigen wissen. . . . Alles in allem: Ein Buch, das sich den großen wissenschaftlichen Enzyklopädien, um die uns die ganze Welt beneidet, würdig an die Seite stellt.

Apotheker-Zeitung, Nr. 39 vom 15. April 1911:

. . . Ferner ist dankend zu erwähnen, daß die Namen der Pflanzenarten überall korrekt gegeben werden, soweit dem Verfasser das möglich war. Es ist ja genugsam bekannt, wie nachlässig in dieser Beziehung oft genug Chemiker und andere Gelehrte, die nicht Fachbotaniker sind, verfahren. Das Buch, das gewiß allgemeine Verbreitung finden wird, ist recht geeignet, darin Wandel zu schaffen, da es jedem, der es benutzt, den Namen der Pflanze so genau wie möglich darbietet.

Diesem Heft liegt ein Prospekt bei von Gustav Fischer, Verlagsbuchhandlung in Jena, über „Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse“.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

VIERTER BAND. ZWEITES HEFT

MIT 65 ABBILDUNGEN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

Inhalt.

Seite

SCHMIDT, ERNST WILLY: Pflanzliche Mitochondrien. Mit 6 Textfiguren	163
BERTRAND, PAUL: L'étude anatomique des Fougères anciennes et les problèmes qu'elle soulève. Mit 59 Textfiguren	182

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Mikroskopisches Drogenpraktikum. In Anlehnung an die 5. Ausgabe des deutschen Arzneibuches. Von **Wilhelm Benecke**, a. o. Professor an der Universität Berlin. Mit 102 vom Verfasser gezeichneten Abbildungen. 1912. Preis: 3 Mark, geb. 3 Mark 80 Pf.

Aus pharmazeutischer Unterrichtstätigkeit entstanden, verfolgt das vorliegende neue Praktikum ein durchaus praktisches Ziel: es gibt eine kurze und übersichtliche Darstellung der mikroskopischen Charaktere der wichtigsten Drogen in Wort und Bild, welche den Studenten orientieren soll über die mikroskopischen Merkmale der Drogen, zu deren genauerer Durcharbeitung die Zeit im Kolleg nicht reichte. Darüber hinaus wird es aber auch von Apothekern gewiß gern als ein Atlas zum deutschen Arzneibuch benutzt werden. Die Abbildungen hat der Verfasser sämtlich selbst nach der Natur gezeichnet.

Règles internationales de la Nomenclatur botanique adoptées par le Congrès international de botanique de Vienne 1905. Deuxième édition mise au point d'après les décisions du Congrès international de botanique de Bruxelles 1910. Par **John Briquet**, Rapporteur général. Publiée au nom de la commission de rédaction du Congrès. [International Rules of botanical Nomenclature. Adopted by the international botanical Congresses of Vienna 1905 and Brussels 1910. Internationale Regeln der botanischen Nomenclatur. Angenommen von den internationalen Botanischen Kongressen zu Wien 1905 und Brüssel 1910.] 1912. Preis: 4 Mark.

Der Internationale Botanische Kongreß in Wien von 1905 hat den Brüsseler Kongreß von 1910 die Prüfung einer Reihe von Fragen überlassen, deren Lösung von neuen Untersuchungen abhing. Nach sorgfältigen Vorarbeiten sind die Ergänzungen beschlossen worden, die — in gleicher Art wie die erste Ausgabe der Regeln — hier mitgeteilt werden. Alle an dieser Nomenklatur interessierten Kreise der Welt werden diese neueste Fassung nicht entbehren können.

Das Phytoplankton des Süßwassers mit besonderer Berücksichtigung des Vierwaldstättersees. Von Dr. **Hans Bachmann**, Professor der Naturgeschichte an der Kantonschule in Luzern. Mit 29 Abbildungen im Text und 15 farbigen Tafeln. 1911. Preis: 5 Mark.

Das große Interesse, das den Planktonstudien entgegengebracht wird, hat den Verfasser, einen hervorragenden Kenner dieses Gebiets, veranlaßt, die Bearbeitung des Phytoplanktons des Vierwaldstättersees zu verallgemeinern. Die bisherige Planktonliteratur ist nun in so vielen Zeitschriften zerstreut, daß es dem Anfänger schwer wird, in die geleisteten Arbeiten einen Einblick zu bekommen und die Arten einer gesammelten Planktonprobe zu bestimmen. So kommt das vorliegende Buch, das die bisher im Phytoplankton nachgewiesenen Arten nicht nur auführt, sondern auch dessen Bestimmung ermöglicht, sicherlich einem Bedürfnis entgegen.

Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Paläontologie.

Von Prof. Dr. **H. Potonié**, Vorsteher der Paläobotanischen Abteilung der Kgl. preuß. geologischen Landesanstalt. Mit 175 Abbildungen im Text. Zweite, stark erweiterte Auflage des Heftes: „Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und die Perikaulom-Theorie“. 1912. Preis: 7 Mark.

Aus dem Vorwort des Verfassers: Das Buch behandelt in seiner jetzigen Form nur Grundlegendes; für das Spezielle gibt es eine umfangreiche, treffliche Literatur.

Es ist aber nicht nur das Bestreben, die Gesamtbotanik in unserer Disziplin — also einschließlich der Paläobotanik — reden zu lassen, das mich zu einer eingehenderen Beschäftigung mit unserem Gegenstande veranlaßt hat, sondern ausgegangen ist mein Nachdenken über morphologische Probleme von der in ihr herrschenden Unlogik, die beseitigen zu helfen, meine ursprüngliche Absicht war, eine Unlogik, die darin ihre Nahrung fand und findet, widerspruchsvoll auf der einen Seite in der Bahn der kritischen naturwissenschaftlichen Forschung mit ihren relativen Begriffen zu verfahren, auf der anderen aber absolute Begriffe aufzunehmen.

Pflanzliche Mitochondrien.

Von

Ernst Willy Schmidt.

Mit 6 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Die Chondriosomen- oder Mitochondrienlehre, die auf dem Gebiete der Morphologie der tierischen Zelle eine große Rolle spielt, beginnt mehr und mehr auch in der botanischen Literatur Fuß zu fassen. Den zunächst nur ganz vereinzelt hier und da aufgetauchten Bemerkungen über Analogien gewisser pflanzlicher Cytoplasmastrukturen mit tierischen Mitochondrien folgten bald schärfer präzierte Mitteilungen über pflanzliche Mitochondrien, und wir haben jetzt in einer der neuesten Arbeiten über diese Frage von Lewitsky¹⁾ geradezu einen Programmentwurf für weitere botanische Mitochondrienforschung vor uns. Es dürfte deshalb vielleicht an der Zeit sein, eine kritische Übersicht über dieses neueste Spezialgebiet botanischer Zellforschung zu geben.

Mit dem Namen „Mitochondrien“ (in Fäden aneinandergereihte Körner) belegte ursprünglich Benda²⁾ „charakteristische Bestandteile sämtlicher Generationen von Samenzellen bei der Spermatogenese von Wirbellosen und Wirbeltieren“. Später hat dieser Autor und dann besonders Meves³⁾ den Nachweis erbracht, „daß die gleichen Fadenkörner außer in Hodenzellen auch in zahlreichen Körperzellen vorkommen (z. B. in jungen quergestreiften und glatten Muskelfasern, in Flimmerepithelien, in Nierenzellen usw.). Wir sind daher berechtigt, diese Körner als einen spezifischen Bestandteil der tierischen Zellen anzusehen.“

¹⁾ G. Lewitsky, Über Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. d. bot. Ges., 1910, Bd. 28, S. 528.

²⁾ Nach Hertwig, Allgemeine Biologie, 1905, S. 92.

³⁾ Meves, Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. d. bot. Ges., 1904, Bd. 22, S. 284.

Besonders eingehend hat Meves am Hühnerembryo seine Chondriosomen studiert, dessen sämtliche Zellen von ihnen erfüllt sind. „Diese Fäden verlaufen ganz isoliert im Cytoplasma, sind meistens unregelmäßig gewunden oder geknickt und treten ungemein scharf nach Eisenhämatoxylinfärbung hervor.“ Während nun die Chondriosomen alias Mitochondrien anfangs infolge ihres Vorkommens in den Hoden funktionell als zum Aufbau der spiralfädigen Umhüllung des Schwanzfadenmittelstücks bei der Spermatogenese nötig erachtet wurden



Fig. 1. Aus: O. Hertwig, Allgemeine Biologie, 1905, Textfig. 60, S. 93.

Entstehung des Spiralfadens am Mittelstück aus Mitochondrien. Umbildung einer Spermatide *a* durch die verschiedenen Entwicklungsstufen *b*, *c*, *d* in den Samenfäden *e* von *Mus musculus* (nach Benda).

(z. B. bei *Mus musculus* nach Benda, siehe nebenstehende Fig. 1), sollen jetzt nach Meves aus ihnen als elementaren

Plasmabestandteilen durch Metamorphose glatte und gestreifte Muskelfasern, Neurofibrillen, Neuroglia und

Bindegewebsfasern, dann aber auch Dotterkörner, Pigmentkörner usw. hervorgehen. Die weitere Folge dieser Anschauung war, daß die Mitochondrien nun neuerdings auch als „Träger“ von erblichen Eigenschaften hingestellt werden:

„Die Qualitäten des

Kernes werden durch die Chromosomen übertragen, diejenigen des Plasmas durch die Chondriosomen.“¹⁾ In seinen letzten Arbeiten schildert Meves²⁾ die Anteilnahme der Mitochondrien bei der Befruchtung. Mitochondrien des *Ascaris*-Spermiums sollen verschmelzen mit solchen des Eies. Meves hat noch weitere Modifikationen seiner Mitochondrienlehre in verschiedenen Publikationen von 1910 und 1911 vorgenommen. Jetzt hat Meves³⁾ die Fadenlehre Flemming's

¹⁾ Meves, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. f. mikrosk. Anat., 1908, Bd. 72.

²⁾ Meves, Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anz., 1910, Bd. 36, S. 607.

³⁾ Meves, Über Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikrosk. Anat., 1911, Heft 4, S. 683.

(1882) und Granulalehre Altmann's (1890) in die Chondriosomentheorie vereinigt. Er schlägt nunmehr für seine Strukturen den Namen Plastosomen vor; sind sie fädig, heißen sie Plastokonten, sind sie körnig, Plastochondrien: „Die Chondriokonten oder Plastokonten sind mit den Fila Flemming's von 1882, die Mitochondrien oder Plastochondrien mit den Körnern Altmann's identisch.“ Peroncito¹⁾ dagegen meint, daß die Mitochondrien nicht ganz den Altmann'schen Bioblasten entsprächen. Er seinerseits schlägt vor, die Mitochondrien in Chondriosomen (Meves) und Mitochondrien (Benda) zu unterscheiden.

Inzwischen hatte aber Goldschmidt²⁾ seine aus Chromidien gebildeten Chromidialstränge mit den Benda-Meves'schen Mitochondrien identifiziert. Der Begriff „Chromidie“ stammt ursprünglich von R. Hertwig.³⁾ Hertwig fand bei *Actinosphaerium Eichhorni* „ganz eigentümliche Zellstrukturen“. Hier ist „das Protoplasma, ganz abgesehen von zahlreichen schon längst bekannten Kernen, durchsetzt von kleinsten Körperchen, welche wie kleine Amöben aussehen und sich bei Karminfärbung ganz wie das Chromatin der Kerne färben. Wie ich gezeigt habe, nehmen diese chromatischen Körperchen sowohl bei übermäßiger Fütterung wie auch bei intensivem Hunger zu, sie können sogar dann zu dicken Klumpen zusammenbacken, welche sich zu einer bräunlich körnigen Masse umwandeln und als solche schließlich aus dem Körper ausgestoßen werden. Unzweifelhaft entwickeln sich diese Chromidien, wie ich sie nennen werde, aus dem Chromatin des Kernes, indem Teile des letzteren austreten und in das Protoplasma geraten.“ Goldschmidt seinerseits untersuchte besonders *Ascaris*, er gibt an (S. 274 l. c.): „Es läßt sich in den Zellen der verschiedensten Gewebsarten, Muskelzellen, Epithelzellen, Drüsenzellen — — dotterreichen Eizellen, quergestreiften Muskeln, Knorpelzellen usw. eine spezifische Struktur im Zelleib nachweisen, deren Ausprägung mit der Intensität der Funktion Hand in Hand geht.“ Der Chromidialapparat „ist ausgezeichnet durch intensive Färbbarkeit mit Chromatinfarben (oft intensiver als der Kern), durch sein Auftreten in Form von Fäden oder Strängen, durch Wechsel der Struktur mit der Tinktionsintensität, durch Beziehung zum Zellkern. Vor allem findet er sich in lebhaft funktionierenden Zellen.“ Goldschmidt subsumiert dann unter seinem von R. Hertwig übernommenen Begriff Chromidien „alle jene Zellstrukturen — — wie

¹⁾ A. Peroncito, Beiträge zur Biologie der Zelle. Arch. f. mikrosk. Anat., 2. Abt., Bd. 77, 1911, Heft 3, S. 311.

²⁾ Goldschmidt, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Biol. Centralbl., Bd. 24, 1904, S. 241.

³⁾ R. Hertwig, Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk., 1902, Bd. 1, S. 1.

Mitochondrien, Pseudochromosomen, Trophospongien, Dotterkern, Nebenkern, apparatus reticulare, als ein und dieselbe Einrichtung lebhaft funktionierender Zellen“.

In allen lebhaft funktionierenden Zellen treten Strukturen auf, die je nach ihrer verschiedenen Ausprägung als „Chromidien, Chromidialfäden, Chromidialkörper, Chromidialnetze, Chromidialstränge, Chromidialapparat anzusprechen sind“. 1909 sagt Goldschmidt¹⁾: „Die Lehre von dem Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen besagt ganz allgemein, daß alle lebhaften Stoffwechselvorgänge sowohl wie formativen Fähigkeiten der Zelle eingeleitet werden durch Austreten von Kernchromatin ins Plasma, wo denn das Chromatin entweder direkt durch chemische Umwandlung oder indirekt durch Lieferung der bei seinem Zerfall freiwerdenden Energie den betreffenden Stoffwechsel- oder formativen Vorgang ermöglicht.“

Rekapitulieren wir nun kurz das in der zoologischen Literatur — auf Vollständigkeit wird nicht der geringste Anspruch gemacht — Vorliegende, so ergibt sich folgendes: Unter den Namen²⁾ Granula, Bioblast (Altmann), Mitochondrien, Chondriomiten (Benda), Chondriosomen (Meves), Chondriome (Duesberg), Pseudochromosome (Heidenhain), Chromidien (R. Hertwig), Chromidialapparat (Goldschmidt), Sphäroplast (Fauré-Fremiet), Histomeren (Heidenhain), Trophochromidia (Mesnil), Somatochromidien, Granulochromidien (Schaudinn), Plasomen, Plastokonten, Plastochondrien (Meves) finden sich in den verschiedensten tierischen Zellen intraplasmatisch durch Fixierung und nachfolgende Tinktion³⁾ fädig-körnige Strukturen, die morphologisch gleichwertig sein sollen, bei der Spermatogenese eine Rolle spielen sollen, ferner die Anlage abgeben sollen „für die verschiedensten Differenzierungen, welche im Laufe der Ontogenese auftreten“, dann die Stoffwechselvorgänge lebhaft funktionierender Zellen einleiten sollen, weiterhin die Qualitäten des Plasmas zu vererben vermögen sollen, teils individualisiert Elementarbestandteile des Plasmas sein sollen, teils als ausgetretenes Chromatin nuklear ihren Ursprung nehmen sollen und schließlich auch am Befruchtungsprozeß Anteil haben sollen.

Schon aus den hier nur skizzierten Angaben geht hervor, daß die genannten Gebilde noch keineswegs zu einem festen Bestandteile der Lehre von der tierischen Zelle gehören. Es ist deshalb verfrüht,

¹⁾ Goldschmidt, Das Skelett der Muskelzelle von *Ascaris* nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellforsch., 1909, Bd. 4, S. 81.

²⁾ Vgl. hierzu auch H. E. Jordan, The Spermatogenesis of the opossum with special reference of the accessory chromosomes and the chondriosomes. Arch. f. Zellforsch., 1911, Bd. VII, Heft 11, S. 41.

³⁾ Nach Meves (Ber. d. d. bot. Ges., 1904, S. 285) „sind vielfach die Fadenzellen schon im frischen Zustand sichtbar“.

zu einem Zeitpunkte, an dem man sich noch nicht einig ist über Natur, Vorkommen und Bedeutung der Mitochondrien und analoger Strukturen in der tierischen Zelle, diesen vieldeutigen Begriff auf das Gebiet der pflanzlichen Zellenlehre zu übertragen. Dieses ist nun dennoch geschehen, ja es liegt geradezu schon eine kleine Literatur über „pflanzliche Mitochondrien“ vor.

1904 führte Meves¹⁾ mit seiner Mitteilung „über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen“ die Mitochondrienlehre in die Botanik ein. Er fand Mitochondrien in den Tapetenzellen, welche die Pollenfächer jugendlicher Antheren von *Nymphaea alba* auskleiden. Die Antheren wurden mit Flemming (Chromosmiumessigsäure) fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Meves beschreibt nun seine Strukturen in den Tapetenzellen wie folgt: „Ihre Zellsubstanz ist von feinen, aber ungleich großen Vakuolen dicht durchsetzt. Sie schließt ein oder zwei Kerne ein, welche typische Osmiumwirkung zeigen. Außerdem aber enthält sie lange, unregelmäßig gewundene, ziemlich dicke Fäden, welche sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbt haben. Anordnung und Verteilung der Fäden ersieht man am besten aus den beigegeführten Figuren (vgl. die auch hier wiedergegebene Meves'sche Abbildung S. 173). In den meisten Zellen sind sie an ein oder zwei Stellen zu dichteren Knäueln zusammengeballt. Diese Fäden können nun auf Grund ihres Aussehens und ihrer Färbbarkeit nicht wohl etwas anderes sein als die von tierischen Zellen bekannten Chondromiten.“²⁾ In den Pollenmutterzellen, die neben den Tapetenzellen mit gefärbten Chondromiten liegen, sind in meinen Präparaten entsprechende Bildungen nicht nachweisbar. Jedoch möchte ich glauben, daß sie sich bei weiteren Färbeversuchen auch hier werden auffinden lassen; wie ich denn überhaupt vermuten möchte, daß die spezifische Art von Körnern, die wir als Mitochondrien bezeichnen bzw. die aus ihnen hervorgehenden Chondromiten auch in Pflanzenzellen allgemein verbreitet vorkommen.“ Diese Meves'sche Mitteilung in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft begründete die Lehre von den pflanzlichen Mitochondrien. Aber entsprechend der begrifflichen Unsicherheit auf zoologischem Gebiete haben wir botanischerseits ebenfalls eine Durchmischung der von der Zoologie übernommenen Anschauungen. Während nämlich die — wir möchten sagen ursprüngliche oder originale — Meves'sche Lehre von den pflanzlichen Mitochondrien u. a. von Hoven und Duesberg, Lewitsky, Pensa, Guillermond aufgenommen und fortgebildet wurde, verband sie Tischler mit der Chromidienlehre Gold-

¹⁾ Meves, Ber. d. d. bot. Ges., 1904, Bd. 22, S. 284.

²⁾ Von mir gesperrt!

schmidt's und in Konsequenz dieser Anschauung entstanden die von Derschau'schen Arbeiten.

1906 gab Tischler¹⁾ an für die Tapetenzellen von *Ribes intermedium*, daß in ihrem Plasma „kleinere oder größere, mit Hämatoxylin sich noch völlig dunkelschwarz färbende (wenn alles andere außer den Nukleolen schon entfärbt ist), perlschnurförmige, gerade oder gewundene Fäden oder Stäbchen auftreten“. In Fig. 36, Taf. XV seiner Abbildungen erscheinen diese Substanzen in einem Falle aus dem Kern austretend. Tischler schließt sich deshalb den Goldschmidt'schen Anschauungen an, indem er sagt: „Es erinnern diese Strukturen somit auffallend an die neuerdings von Goldschmidt als Chromidialsubstanz zusammengefaßten Körper, deren nuklearen Ursprung dieser Autor ganz allgemein angibt. Dazu kommt, daß im vorigen Jahre auch Meves die gleiche Erscheinung sehr schön in den Tapetenzellen von *Nymphaea* beobachtet hat.“ Und weiter: „In den Tapetenzellen machen sich schön ausgeprägte Chromidialsubstanzen bemerkbar, die aus dem Kern in das Cytoplasma auswandern.“ Übrigens bemerkt Némec²⁾ zu den von Tischler auch in den Riesenzellen von Heterodoragallen beschriebenen Mitochondrien: „In den Riesenzellen erscheinen hier im Plasma schwach gebogene, scharf begrenzte und stark lichtbrechende Fäden, welche auf mich den Eindruck von langen, dünnen Proteinkristallen machen und welche Tischler als Mitochondrien beschrieben hat.“

M. von Derschau's³⁾ Arbeiten (1907 und 1909) schließen sich hier an. Auch von Derschau betrachtet die Meves'sche Notiz von seinem Standpunkte aus, er schreibt nämlich: „Bei *Fritillaria* wandert die chromatische Substanz innerhalb der Lininfäden, wie Tinktionen mit Eisenhämatoxylin zeigten. Das Chromatin hebt sich deutlich von der rotgefärbten Lininhülle ab. Der von Meves bei Tapetenzellen von *Nymphaea* beschriebene Vorgang ist den von mir an *Lilium Martagon* und *Iris germanica* gemachten Beobachtungen sehr ähnlich.“ Wohlgermerkt hat aber Meves nur den strukturellen Zustand der Tapetenzellen, wie er ihn nach entsprechender Fixierung und Tinktion gesehen hat, beschrieben. In seiner späteren Arbeit beschrieb von Derschau den Austritt chromidialer Substanz genauer bei *Fritillaria*-Wandbelegen: „Es hat den Anschein, als ob die Kernmembran an den verschiedensten Stellen von dem austretenden

¹⁾ G. Tischler, Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, Bd. 42, S. 545.

²⁾ B. Némec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge, Berlin 1911, S. 156.

³⁾ M. von Derschau, Über Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. Beihefte z. bot. Centrabl., 1907, Bd. 22, S. 175. — Derselbe, Beiträge zur pflanzlichen Mitose, Centren, Blepharoplasten. Jahrb. f. wiss. Bot., 1909, Bd. 46, S. 106.

Chromatin durchbrochen würde. Ich möchte jedoch annehmen, daß dieser Austritt durch stets vorhandene Poren der Kernmembran stattfindet, denn sonst müßte man ja bei den sehr regen Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma eine jedesmalige lokale Auflösung der Kernmembran annehmen.“ Diese chromidialen Protuberanzen sind von von Derschau beobachtet worden an der Hand von Kernteilungsstadien. Ein Teil der chromidialen Körnchen bleibt in der Nähe des Kerns liegen, der andere Teil geht ins Plasma über, bleibt aber „stets organisch mit dem Kern in Verbindung“. „Besonders lebhaft vollzieht sich dieser Vorgang an den beiden voneinander entferntesten Kernpartien, so schon die spätere bipolare Spindel vorbereitend. Die größeren chromidialen Protuberanzen entfernen sich unter Volumzunahme etwas vom Kern in das Cytoplasma hinein. Eine stoffliche Veränderung der sphärischen Gebilde scheint im Cytoplasma nicht stattgefunden zu haben. Zweckmäßige Färbung und Reaktionen wiesen wenigstens auf Linin und Chromatin, die Bestandteile des Kerns, hin. Auch Stärkereaktionen fielen, wie anzunehmen, negativ aus. Auch in den Prophasen der Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* und anderer Monokodyledonen sowie den Sporen-mutterzellen von *Osmunda regalis* und embryonalen Gewebezellen von *Vicia faba* waren die zu kugeligen sphärischen Gebilden veränderten chromidialen Substanzen zu beobachten.“ Die Sphären beginnen nun von ihrer „Rindenschicht“ aus fädige Bildungen in den „Hof“ und das Kerninnere zu senden. Schließlich gehen aus den Sphärenkomplexen die Spindelfasern hervor.

Mit Tischler und von Derschau haben wir also die Vertreter der ursprünglich von Hertwig-Goldschmidt gebrachten Anschauung über die physiologisch am Stoffwechsel bzw. der Entwicklung der Zelle beteiligten Chromidien, Chromidialapparaten usw. citiert. Beide stützen sich, wie wir sahen, zugleich auf Meves. Meves sah sein Mitochondrien nur in Tapetenzellen mit ruhenden Kernen. Tischler und von Derschau beobachteten ihre Chromidien bzw. chromidialen Protuberanzen und Sphären bei in Teilung begriffenen Kernen. Tischler weist dabei darauf hin, daß in den Pollenmutterzellen seine Strukturen nicht auftreten. von Derschau beschreibt sie eingehend bei der Prophase der Pollenmutterzelle. Er schildert auch den Austritt chromidialer Substanz aus der Kernmembran und gibt Abbildungen dafür. Der Text zu seinen Bildern ist oben eingehend wiedergegeben, um zu erweisen, welche Umdeutung die beiden ursprünglichen Begriffe Chromidien und Mitochondrien in der Botanik nunmehr erfahren haben. Es ist wohl anzunehmen, daß diese von von Derschau beschriebenen Gebilde mit den eigentlichen Meves'schen Mitochondrien bei *Nymphaea* nichts zu tun haben und vielleicht auch nicht mit den Hertwig-Gold-

schmidt'schen Chromidien. — Die fädigen Gebilde, die Tischler¹⁾ in seinen Zeichnungen wiedergibt, gleichen den Meves'schen Strukturen. Ihr Ursprung aus dem Nucleus paßt aber wieder nicht zu dessen Mitochondrien. Duesberg und Hoven²⁾ meinen zu Tischler: „Tischler considère les filaments des ‚Tapetenzellen‘ des *Ribes* comme des éléments chromatiques epulsés du noyau: cette opinion est à notre avis le fruit d'une observation imparfaite.“ Diese Autoren beschrieben ihrerseits ebenfalls Chondriosomen im Sinne Meves' (*Nymphaea*) bei *Pisum*-Embryonalzellen. Diese Plasmastrukturen fanden sie sowohl in Zellen mit ruhendem als auch in solchen mit sich teilendem Kern. „C'est une loi absolument générale que les chondriosomes persistent pendant la mitose: les chondriosomes des cellules végétales n'y échappent pas.“ — Von den Autoren (Pensa, Lewitsky u. a.) werden noch die Strukturen Smirnow's³⁾, der Mitochondrien ähnliche Gebilde bei *Hyazinthus* beschrieben hat, ohne sich jedoch für ihre Zugehörigkeit bestimmt zu entscheiden, dann die von Schniewind-Thies⁴⁾, die fädige Gebilde beschrieb in sezernierenden Zellen von *Lilium* und *Narzissus* als zu den Mitochondrien Meves'scher Observanz gehörig, hierher gezogen. Ebenso „die perl-schnurförmig aneinandergereihten Körperchen“, welche Mikosch⁵⁾ in den Epidermiszellen einiger Pflanzen feststellte. Bonnet⁶⁾, der mitochondriale Bildungen in Tapetenzellen und Pollenkörnern von *Cobaea scandens* und schließlich Bouin⁷⁾, der solche im Embryosack von Liliaceen gefunden hat, sollen nach Pensa wieder andere Bildungen vor sich gehabt haben, als die von ihm beschriebenen Mitochondrien. Von Lewitsky werden auch die „Granula“ Zimmermann's⁸⁾ als Mitochondrien gedeutet. In seinem kritischen Sammelreferat über die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern erklärt aber Zimmermann: „Die Beziehung der von mir beschriebenen

¹⁾ Nachträglich finde ich eine Notiz von Tischler im Bot. Centralbl., Bd. 116, 1911, S. 275, anlässlich der Besprechung einer Pensa'schen Arbeit, in der er bemerkt, „daß er damals Absterbephänomene vor sich hatte, die keinesfalls mit „chromidialen“ Bildungen aus meristematischen oder sonstigen gesunden somatischen Zellen identifiziert werden dürfen“. Tischler schließt sich jetzt Lundegård (siehe diesen) an.

²⁾ Duesberg und Hoven, Observation sur la structure du protoplasme des cellules végétales. Anat. Anz., 1910, Bd. 36, H. 2/4.

³⁾ Smirnow, Über die Mitochondrien usw. Anat. Hefte, 1906, I. Abt., Bd. 32.

⁴⁾ Schniewind-Thies, Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.

⁵⁾ Mikosch, Über Strukturen im pflanzlichen Protoplasma. Verhdl. d. Ges. d. Naturf. u. Ärzte, 1894, S. 179.

⁶⁾ Bonnet, L'ergastoplasma chez les végétaux. Anat. Anz., 1911, Bd. 39, S. 67.

⁷⁾ Bouin, Sur le développement de la cellule-mère etc. Arch. d'Anat. micr., T. 2. Paris 1898.

⁸⁾ Zimmermann, Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progressus rei botanicae, 1910, Bd. III, S. 225.

Gebilde zu den von Benda, Meves u. a. beobachteten bleiben zu untersuchen.“

Einiges Licht in das Dunkel der Mitochondrienfrage trägt erst die kritische Arbeit Henrik Lundegård's.¹⁾ Das Untersuchungsobjekt Lundegård's waren Wurzelmeristemzellen von *Vicia faba*. Während seiner Studien über Kern- und Zellteilung fielen dem Autor stets eigenartig geformte Bildungen im Protoplasma auf: „In einem Präparate, das von einer mit starkem Flemming fixierten Wurzel hergestellt und mit Hämatoxylin gefärbt wurde, sah ich zu meiner Verwunderung massenhaft schwarze glatte Schläuche und Bläschen“ (siehe Textfig. 2).²⁾ Lundegård fixierte dann Wurzeln, ohne sie



Fig. 2. Aus: Lundegård, Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, Bd. 48, Textfig. 2a auf S. 330.

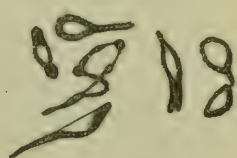


Fig. 3.
Aus: Lewitsky
in Berichten d. d.
botan. Gesellschaft,
1910, Fig. 15 von
Taf. XVII.

vorher abzuschneiden, um eventuell durch den Wundreiz eintretende Verlagerungen auszuschalten: „Die Wurzeln wurden unversehrt mit ihren Spitzen in eine 1proz. Chromsäurelösung getaucht, dann nach 10–30 Sekunden abgeschnitten (1–2 mm von dem Scheitel) und in die schwächere Flemming'sche Lösung (Bonner Rezept) gebracht.“ Färbung mit Eisenhämatoxylin oder Gentianaviolett (orange). Resultat: „In dem Protoplasma aller Zellen des Meristems erblickte

¹⁾ Henrik Lundegård, Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, Bd. 48, S. 285–378.

²⁾ Zum Vergleich setze ich hier eine Abbildung „typischer Chondriosomen“ von Lewitsky daneben (Lewitsky, l. c. S. 546).

ich zu meiner Überraschung reichlich eigentümlich aussehende Strukturen. Es waren teils band-, wurm-, wurst-, bläschen- oder fadenartige Körper, vorzugsweise um den Kern gelagert, teils kernähnliche kleine Gebilde.“ Verfasser überzeugte sich jetzt an lebendem Material (Längsschnitt durch die Wurzel von *Vicia*), daß zahlreiche Leukoplasten im Dermatogen und Periblem vorhanden waren. Sie liegen relativ zerstreut in den Zellen, bisweilen sind sie um den Kern gelagert. Wurden nun solch lebende Längsschnitte auf dem Objektträger in einen Tropfen einer Fixierflüssigkeit (Jod-Jodkalium, 1proz. CrO_3 , Flemming) gebracht, so trat eine fast momentane Verlagerung der Leukoplasten ein, teils wurden sie um den Kern gelagert, teils resultierten (mit Flemming fixiert) „zerstreute Aggregate oder rosenkranzähnliche Bildungen“ (vgl. Taf. 8, Fig. 26). Verfasser identifiziert diese Erscheinung mit der Schimper'schen Systrophe (Ballung der Chromatophoren auf Grund äußerer Reize, wie Erschütterung, Verdunkelung, Belichtung). Neben Leukoplastenverlagerungen wurden auch oft Kernverlagerungen festgestellt. Je nach der Fixierungsart und nachfolgender Färbung traten andere Bilder ein. Schwache Flemming-Lösung lagert die Leukoplasten wenig um, starke Flemming ähnelt den mit CrO_3 -Behandlung erhaltenen Bildern. Bei Eisenhämatoxylinfärbung erscheinen die Strukturen feiner differenziert in ihrem inneren Aussehen, auch scheinen sie dünner als bei Gentianaviolett. Eisenhämatoxylin färbt alle Leukoplasten gleich intensiv, etwa wie das Chromatin. Die stärkefreien Leukoplasten, die in Gentianaviolett ziemlich homogen erscheinen, weisen feinere Strukturen auf und häufig durch Verklebung entstandene Schlingen, die hefeartig gegliedert aussehen. Lundegård stellte sich dann durch wachsende Konzentration seiner Fixierungslösung alle Übergänge her von den normalen Leukoplasten zu den fädig ausgezogenen, kettenweise verklebten und deformierten Leukoplasten. (Man vergleiche die Abbildungen der Taf. 8, Fig. 28—31 des Originals!) Fig. 27 Normal-Flemming, keine Systrophe, Fig. 28 Wurzel 30 Sekunden in unverdünntem Flemming, dann abgeschnitten recht deutliche Systrophe, Leukoplasten an den Kern verlagert, mehrere zu zweien verklebt. Instrukтив ist auch Fig. 31, 100mal verdünnte Fixierungsflüssigkeit bei einer Einwirkungsdauer von 5 Minuten. „Fädige Ausziehung der Leukoplasten in lange, chromosomengleiche, tiefgefärbte Schlingen.“ — Wir glauben uns auf Grund der eben wiedergegebenen Lundegård'schen Befunde diesem Autor anschließen zu müssen, wenn er vermeint, daß die von ihm „aufgefundenen Bildungen bei *Vicia* überraschend den sog. Chondriosomen ähneln.“ Damit soll aber natürlich nicht gesagt sein, daß alles das, was unter dem Namen „pflanzliche Mitochondrien“ beschrieben worden ist, nun deformierte

Leukoplasten sind; aber soviel scheint zum mindesten mit Lundegård's Arbeit erwiesen, daß Leukoplasten einen Teil der Mitochondrien pflanzlicher Zellen darstellen können. Man vergleiche nur die hier wiedergegebene Textfig. 3a, S. 334 der Lundegård'schen Arbeit mit der Meves'schen ebenfalls hier reproduzierten Abbildung seiner pflanzlichen Mitochondrien!

Besonders sind jetzt auch die Lewitsky'schen Angaben sehr zweifelhaft geworden. Lewitsky¹⁾ weist zwar darauf hin, daß er die Publikation Lundegård's in seiner folgenden Arbeit „gebührendermaßen“ berücksichtigen wolle; ob ihm aber eine Ent-



Fig. 4. Nach Lundegård, Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, Bd. 48, Textfig. 3a, S. 334.

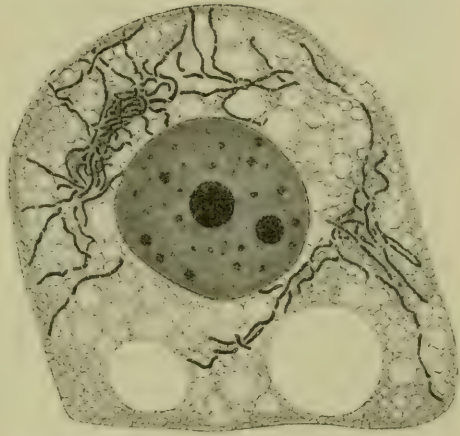


Fig. 5. Nach Meves, Berichte d. d. bot. Ges., 1904, Bd. 22, aus Taf. XVI, Fig. 1.

kräftung der aus jener Veröffentlichung sich gegen ihn ergebenden Einwürfe gelingen wird, steht noch dahin. Lewitsky fixierte Keimlingswurzeln von *Pisum sativum* mit einem Gemisch von 85 Teilen 10proz. Formalins und 15 Teilen 1proz. Chrmsäure mit nachfolgender Behandlung durch „starken Flemming ohne Eisessig“ während einer Dauer von 5 Tagen. Man vergleiche hiermit die Angaben über Fixierung von Lundegård! Die mit dieser Methode erhaltenen Bilder sind die üblichen: „Die intensiv schwarz gefärbten, scharf abgegrenzten Fäden entsprechen vollkommen ihrem Aussehen nach den Chondriokonten der tierischen Zelle.“ Die weiteren Bilder beziehen sich

¹⁾ G. Lewitsky, l. c. S. 539, Anm.

auf *Asparagus officinalis*. „Im Cytoplasma der Tapetenzellen bei *Asparagus officinalis* sind schöne fadenförmige Chondriokonten vorhanden.“ Lewitsky beobachtete ferner das Verhalten der Chondriosomen im Verlauf der Karyokinese. „Während in den somatischen Zellen die Chondriosomen ziemlich unregelmäßig verteilt erscheinen, höchstens mit einer Tendenz, an den Polen sich zu häufen, umgeben in den Pollenmutterzellen dicht mantelförmig die Teilungsfigur ringsherum, die Spindelpole bleiben aber hier von jenen frei.“ Beinahe wörtlich dasselbe sagt nun Lundegård von dem Verhalten der Leukoplasten bei der Karyokinese: „Die Leukoplasten können eine Mantelschicht um die karyokinetische Figur bilden — — — häufig ist keine polare Anhäufung zu sehen.“

Weiter unternimmt es Lewitsky, die Entwicklung der Chromatophoren aus Chondriosomen nachzuweisen, die nach ihm „als ebensolche Bildungs- und Differenzierungsorganula wie im Tierreich betrachtet werden müssen“. Hiermit wäre aber die allgemein anerkannte und auf das beste fundierte Lehre von der Individualität der Chromatophoren beseitigt. Dieser Lewitsky'schen Anschauung ist schon von Arthur Meyer¹⁾ begegnet worden. Arthur Meyer²⁾ und Schimper³⁾ wiesen vor Jahren genau nach, daß ein Chromatophor nur immer wieder aus einem anderen entstehen kann. Lewitsky hat nicht angegeben, „wodurch man die „Chondriosomen“ von den kleinsten bekanntermaßen körnig oder spindelförmig oder fadenförmig erscheinenden Chromatophoren unterscheiden könne“. Wann ist sein Gebilde als Chondriosom und wann als Chromatophor anzusprechen? Am lebenden Objekte konnte Lewitsky keine Chondriosomen konstatieren: „Die hier besprochenen Objekte erwiesen sich für solche Untersuchungen nicht sehr geeignet.“ Arthur Meyer fordert daher in seiner Kritik, vor allen Dingen erst einmal „Beweise für den von ihm ausgesprochenen Satz zu erbringen“.

In Pensa⁴⁾ erwächst Lewitsky ein Anhänger seiner Anschauung von der Entstehung der Chloroplasten aus Mitochondrien. Der Verfasser äußert jedoch einige Reserve gegen die Befunde von Tischler, Meves und Smirnow. Überhaupt erscheint ihm die Methode Benda-Meves nicht sehr geeignet zur Sichtbarmachung mitochondrialer Strukturen; er schließt sich in diesem Punkte der Kritik Lundegård's völlig an. Verfasser tauchte junge Blätter in

¹⁾ Arthur Meyer, Bemerkungen zu G. Lewitsky: Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. d. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, S. 158.

²⁾ Arthur Meyer, Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883.

³⁾ A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner etc. Jahrb. f. wiss. Bot., 1885, Bd. 16, S. 1.

⁴⁾ Antonio Pensa, Ancora di alcune formazioni endocellulari dei vegetali. Anat. Anz., 1911, Bd. XXXIX, S. 520.

Fixierungsflüssigkeit nach Benda-Meves und sah dann, wie teils Chloroplasten und Stärke erhalten blieben, teils aber das Chloroplastenstroma gelöst wurde und die Stärke zu Granulationen deformiert wurde, die sich ausgezeichnet mit Hämatoxylin färben ließen. Pensa empfiehlt seinerseits die „Methode mit reduziertem Silber“. Er behandelte frische Schnitte einmal nach Benda-Meves, dann nach seiner Methode und glaubt bei vergleichender Betrachtung der Resultate beider Methoden nicht zweifeln zu dürfen, daß das, was der großen Feinheit wegen bei der Untersuchung frischer Schnitte sich der Beobachtung entzieht, jetzt sichtbar wird und entgegen der Benda-Meves'schen Methodik jetzt mit der Silbermethode keine Kunstprodukte entstehen. Bei seinen Tinktionen werden die Chloroplasten schwarz, die Reaktion wird bedingt durch Anwesenheit von Chlorophyll. Daher bleibt diese Reaktion aus in jungen Knospen und in Cotyledonen keimender Samen. Erst wenn eine Spur Chlorophyll erscheint, tritt die Reaktion ein. Bei Dunkelkeimung (z. B. Lupinen) keine Reaktion, jedoch tritt sie ein nach Beleuchtung von wenigen Stunden. Auch stärkefreie Chloroplasten geben die Reaktion, sie hängt also nicht von der Anwesenheit der Stärke ab. In jungem Assimilationsgewebe von *Rosa thea*, *Hydrangia*, *Ancuba japonica*, *Taxus baccata*, *Jucca filamentosa*, *Syringa vulgaris* beobachtete Verfasser nun mit seiner Methode kleine Granulationen, manchmal bazillenförmig, Fäden, unregelmäßig verteilt, oft aber um den Kern gelagert, welche Strukturen der Meinung des Verfassers nach ein Übergangsprodukt des Protoplasmas darstellen. Verfolgt man diese Bildungen weiter, so werden sie dicker, schlüsselförmig, biskuitförmig, bei älteren Knospen erscheinen dann typische Chloroplasten. Die Ähnlichkeit nun dieser Anfangsstrukturen mit Chondriomiten scheint dem Verfasser vollkommen. Pensa glaubt in diesen Granulationen usw. pflanzliche Mitochondrien erkennen zu müssen, aus denen die Chloroplasten hervorgehen. Er sagt hierzu¹⁾: „Meine Untersuchungen schließen nicht aus, daß die Chloroplasten sich durch Teilung fortpflanzen können; die Chloroplastenformen, die mit der Methode des reduzierten Silbers und mit den Mitochondrienmethoden sehr gut sichtbar werden, bestätigen das wirkliche Vorhandensein dieser Fortpflanzungsart der schon definitiv ausgebildeten Chloroplasten. Aber auf Grund der beschriebenen Tatsachen müssen wir notwendig, besonders in jungen Geweben, auch eine von jener verschiedene Bildungsart der Chloroplasten annehmen, die nicht in der Ableitung von zuvor vorhandenen Chloroplasten besteht. Und gerade sie ist gegeben durch eine Differenzierung des Zellprotoplasmas oder eine anderweitige Differenzierung von Elementen, die am Aufbau des Protoplasmas beteiligt

¹⁾ Pensa, l. c. S. 531.

sind. Die Bildung der Chloroplasten beginnt mit dem Auftreten — im Protoplasma der Zelle — von rundlichen, ovalen, bazillenförmigen Körperchen, in Form von Fäden oder Rosenkränzen, ähnlich den Streptokokken, die sich mit der Methode der Silberreaktion und oft auch den Mitochondrienmethoden ausgezeichnet schwarz färben. Allmähliche Modifikationen im Volumen und in der Form der fraglichen Körper, Segmentierung und Zerstückelung der Bildungen in Fäden führen stufenweise zur Konstitution der Chloroplasten. In einigen Fällen ist auch die Ableitung der Gebilde, die durch die Metallimprägnierung sichtbar werden, von ähnlichen, aber kleineren Bildungen nachweisbar, die sich nicht mit dieser Methode, sondern nur mit den Mitochondrienmethoden färben.“

Eine Analogie seiner Strukturen mit den eigentlichen tierischen Mitochondrien auszusprechen, hält Pensa für zu gewagt, obwohl er



Fig. 6. Nach Pensa, S. 524, Fig. 1 a, b, c, Anat. Anz., 1911, Bd. XXXIX.

ihre außerordentliche Ähnlichkeit auf Grund ihres färberischen Verhaltens hervorhebt. Weshalb nun Pensa seine mit der Silbermethode gefärbten Strukturen teils pflanzliche Mitochondrien, teils Chloroplasten sein läßt, die aus ihnen hervorgehen sollen, ist nicht recht verständlich; besonders wenn er angibt, daß die Tinktionsmöglichkeit seiner Gebilde abhängt von der Anwesenheit des Chlorophylls. Da dürfte denn doch näher liegen zu schließen, daß er nur Chloroplasten in den verschiedensten Größen und Entwicklungsstadien vor sich gehabt hat. (Man vergleiche besonders seine auch hier wiedergegebenen Figuren 1 a, b, c!) Pensa scheint übrigens unter dem Einflusse der alten Mikosch'schen Arbeit zu stehen, den auch Lewitsky ausdrücklich zur Stütze seiner Ansichten citiert. Man sollte meinen, daß auf Grund der von Arthur Meyer und Schimper in den Jahren 1883—1885 bekanntgegebenen Tatsachen kein Zweifel mehr über die Entwicklung der Chromatophoren aus Chromatophoren vorhanden sein könne, insbesondere nachdem die gegenteiligen

Mikosch'schen Befunde durch die Arthur Meyer'sche¹⁾ Untersuchung hinfällig geworden sind. Aber es ist symptomatisch bemerkenswert, daß mit dem Auftreten der Mitochondrienspekulationen auch die Lehre von der Entstehung der Chloroplasten durch spezifische Differenzierung des Cytoplasmas wieder aufkam. Mit den Mitochondrien sind jetzt ja die hypostasierten Vorstadien der Chloroplasten gefunden. Man beachte die hieraufbezüglichen Angaben bei Pensa, Lewitsky und Guillermond! Vom Juli 1911 datieren zwei Notizen von A. Guillermond²⁾ über pflanzliche Mitochondrien. Guillermond wendet die Methode von Regaud an, die auch Pensa teilweise benutzte und die seiner Silbermethode ähnliche Resultate ergab. Nach Guillermond sind mit der Regaud'schen Methode (die Benda-Methode ist nach ihm unsicher) die pflanzlichen Mitochondrien sehr leicht zu differenzieren, mit Ausnahme von Schimmelpilzen, Hefen, Bakterien und Cyanophyceen, in denen er keine Mitochondrien finden konnte. Er stellte Mitochondrien fest in den jungen Asken von *Pustularia vesiculosa*, dann in den verschiedenen Organen von Embryonen. Besonders sollen bei Gramineen die Mitochondrien äußerst zahlreich sein („Les mitochondries très nombreuses dans les divers tissus de la graine des graminées“). Seine Mitochondrien tragen ganz („nettement“) den histochemischen Charakter der tierischen Mitochondrien, „il ne saurait exister aucune doute sur leur nature“. Verfasser verfolgt dann das Verhalten der Mitochondrien in den Geweben während der Keimung. Die Mitochondrien bleiben im Cotyledon während seiner ganzen Existenz gleichmäßig bestehen, in den Meristemzellen verschwinden sie in dem Maße, in welchem sich die Zellen differenzieren. Dagegen steht in den parenchymatischen Zellen des Keimlings ihr Verschwinden mit dem Auftreten der Chloroplasten in direktem Zusammenhange. Diese Behauptung leitet über zu Guillermond's zweiter Notiz: „Über die Bildung von Chloroleucyten auf Kosten von Mitochondrien.“ Er gibt hier die schon von den anderen Autoren her bekannten Bilder (Fig. 1—12), welche die Entwicklung der Chloroplasten aus Mitochondrien erweisen sollen. Die Mitochondrien liegen zunächst bei den meristematischen Zellen an der Basis des jungen Blattes um den Kern herum als kleine Fäden (Chondriokonten), sie nehmen an der Kernteilung teil in der Art, daß sie sich um die Kernspindel ordnen, hierauf sich zwischen die beiden Pole während der Anaphase verteilen, indem jede Tochterzelle eine gewisse Anzahl von Mitochondrien mitbekommt. Später ordnen sich die Mitochondrien wieder um den Kern, in innigem Kon-

¹⁾ Arthur Meyer, Das Chlorophyllkorn, 1883, S. 68.

²⁾ A. Guillermond, Sur les Mitochondries des cellules végétales. Comptes rendus, t. 153, p. 199. — Derselbe, Sur la formation des Chloroleucytes aux dépens des mitochondries. Eodem loco, p. 290.

takt mit seiner Wand. Zu diesem Zeitpunkte gehen wesentliche Veränderungen vor sich: Die Chondriokonten werden zu kurzen, gedrunghenen Stäbchen durch Segmentation der Chondriokonten. Mit der weiteren Entwicklung der Blattzellen schwellen die mitochondrialen Stäbchen mehr und mehr an und nehmen die Form ovoider Körner an. Dies ist der Augenblick, wo in der nun entwickelten Zelle des Blattes die Mitochondrien vollständig verschwunden sind und man an ihrer Stelle die Chloroplasten findet, ebenso um den Kern gelagert und gleichfalls in innigem Kontakt mit ihm. Alle diese verschiedenen Etappen der Entwicklung hat Guillermond auch an frischen Geweben gesehen. — Diese ganze vorhergehende Schilderung bezieht sich, das scheint kaum zweifelhaft, auf die Entwicklung der Chloroplasten aus Leukoplasten, wie sie schon in den jüngsten Zellen entsprechend klein vorhanden sind. Die Schlußbemerkung Guillermond's gipfelt in dem Satze: „C'est un résultat important, car non seulement il apporte une solution nouvelle au problème encore si obscur de l'origine des chloroleucytes, mais il contribue à éclaircir définitivement la question du rôle des mitochondries en donnant raison à ceux qui les considèrent comme des éléments chargés de l'élaboration des produits de différenciation du protoplasme.“

Erwähnt mag noch werden, daß Pensa neben Arthur Meyer, Schimper und Mikosch auch Mereschkowski und Schiller heranzieht, um hiermit aus der Literatur die Unsicherheit der heutigen Meinung von der Chromatophorenentstehung zu dokumentieren, woraus er dann gewissermaßen die Berechtigung und die Notwendigkeit nachgewiesen haben möchte, die Mitochondrien zur Behebung der zurzeit noch bestehenden Differenzen einzuführen. Aber Mereschkowski¹⁾ steht vorläufig noch allein mit seiner seltsamen Ansicht, daß die Chromatophoren in Symbiose mit den Pflanzen leben und ursprünglich als Cyanophyceen in die Zelle eingedrungen sind, deren Sklaven sie jetzt sein sollen. Und Schiller's²⁾ Meinung, „daß auch die pflanzliche Zelle, wie dies für die tierische geschieht, als zweikernig aufzufassen ist in dem Sinne, daß die Chromatophoren einem Makronucleus resp. einem Dotterkerne entsprechen“, ist eine wohl schwerlich empirisch haltbare Hypothese. Die Plastiden, die nach Schiller in ruhenden Embryonen von *Triticum* und *Phaseolus* noch nicht vorhanden sind, sollen später ihren Ursprung nehmen aus Nucleolis, die aus dem Kern ins Plasma auswandern, in Körnchen zerfallen und ihre Tingierbarkeit mit Eisenhämatoxylin verlieren. Eine Arbeit also im Sinne der Goldschmidt'schen Chromidialhypothese.

¹⁾ Mereschkowski, Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl., 1910, Bd. 30, S. 593.

²⁾ Schiller, Über die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. Österr. bot. Zeitschr., 1909, Bd. 59, S. 89.

Wenden wir uns jetzt noch einmal Lewitsky zu, der mit fünf zusammenfassenden Sätzen seine Arbeit beschließt. Wir wollen an der Hand einiger dieser programmatisch wichtigen Sätze — denn sie enthalten die Quintessenz all der Anschauungen über Vorkommen, Wesen und Bedeutung pflanzlicher Mitochondrien — in eine Diskussion eintreten, soweit eine solche überhaupt möglich ist.

Lewitsky schreibt: „Die früheren Angaben, daß die im Cytoplasma der tierischen Zellen vorhandenen spezifischen Zellengranula, die sog. Chondriosomen auch dem pflanzlichen Cytoplasma eigen sind, finden durch meine Untersuchung völlige Bestätigung. Die Chondriosomen dürfen daher als ein wesentlicher Teil des Cytoplasmas im allgemeinen gelten.“

Dagegen wäre zu bemerken: Vor allem, wir wissen überhaupt nicht, was eigentlich Chondriosomen oder Mitochondrien sind; es gibt keine eindeutige Definition dieses vagen Begriffes, weil man keine erfahrungsmäßig sicher feststehenden Eigenschaften kennt. Nach Heidenhain¹⁾ haben Benda und Meves zunächst die Eisenalizarin-Methylviolettfröbung für spezifisch angesehen nach vorhergehender Härtung mit starkem Flemming und nachheriger saurer Differenzierung. Was sich nach dieser Methode färbt, waren „Mitochondrien“. „Wir wissen nun aber längst — schreibt Arthur Meyer in seiner schon einmal citierten Kritik der Lewitsky'schen Ausführungen — daß es für kein protoplasmatisches und alloplasmatisches Gebilde eine spezifische Färbung gibt, an welcher man es allein erkennen könnte, und wir wissen, daß zahlreiche Fälle bekannt sind, in denen ein und dasselbe Färbeverfahren ganz verschiedene Objekte oft zugleich protoplasmatische und ergastische Gebilde ganz gleich färbt, und wir haben also nicht das geringste Recht, die nach der Methode von Benda-Meves gefärbten Gebilde ohne weiteres als morphologisch und physiologisch gleichwertig anzusehen.“ — Da nun aber schon die Anwendung des gleichen Tinktionsverfahrens keine Handhaben gibt, auf ein bestimmtes Objekt zu schließen, um wieviel mehr unsicher müssen dann die Befunde sein, die sich ergaben auf Grund einer ganzen Reihe verschiedener Färbemethoden, die alle dasselbe Gebilde gleichwertig tingieren sollen! (Man vergleiche z. B. die Angaben über Mitochondrien und Granulafärbung bei Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 1910, S. 312.) Wie war der Schluß möglich, daß es sich um morphologisch gleichwertiges handelte? Nur infolge ihres gleichen „Aussehens“ wurde die Homologie festgestellt. Sichere übereinstimmende Angaben über die Morphe der Mitochondrien bestehen aber nicht. Wir stoßen immer wieder auf allgemein gehaltene Fassungen: unregelmäßig ge-

¹⁾ Heidenhain, Plasma und Zelle, 1911, S. 1088.

wundene Fäden, homogen oder geknäult, rosenkranzförmig, perlschnurartig, von Granulaform, bläschenförmig, stäbchenförmig usw. Wir haben jedoch erfahren, welche Bedeutung die Art der Fixierung für das „Aussehen“ dieser Strukturen hat. Und nach solchem Kriterium der Form könnten auch schließlich fast alle nicht kristallinen Bestandteile einer Zelle „Mitochondrien“ sein. — Einige Autoren stehen auf dem Standpunkte, daß die Mitochondrien ausgetretenes Chromatin sei, wofür ein definitiver Beweis jedoch noch nicht erbracht ist. (Vgl. u. a. Němec, l. c. S. 168 und Lundegård, l. c. S. 320.)

Die pflanzlichen Mitochondrien werden nun durch die eben charakterisierten tierischen Mitochondrien definiert; eine allgemein gültige und anerkannte Definition für tierische Mitochondrien gibt es aber nicht, was sind nun pflanzliche Mitochondrien?

Die Antwort kann nur lauten: Ein Teil sind höchstwahrscheinlich Leukoplasten bzw. Chloroplasten, was die sonst noch beschriebenen Strukturen vorstellen, ist natürlich unmöglich anzugeben. Nur das kann man sagen, daß kein Grund vorliegt, diese Strukturen nun mit dem Namen Mitochondrien zu belegen; man müßte sonst in der botanischen Terminologie übereinkommen, das Wort „pflanzliches Mitochondrium“ als Bezeichnung zu wählen für jede auf Grund von Fixierung und nachfolgender Färbung sich ergebende noch unbekannte fädig-körnige Strukturierung des Cytoplasmas. Němec¹⁾ hält die „pflanzlichen Mitochondrien“ für Stoffwechselprodukte, die sich in besonders stark funktionierenden Zellen anhäufen (Tapetenzellen, Riesenzellen, Nektardrüsen). Straßburger²⁾ hat bei der Suche nach Mitochondrien in Pollenschläuchen von *Lilium Martagon* nach der Meves'schen Methode „auch nicht das winzigste Mitochondrium zu erblicken vermocht“.

Ein zweiter wichtiger Satz von Lewitsky lautet: „Während der Entwicklung erfahren die Chondriosomen der embryonalen Zellen der untersuchten Pflanze sehr mannigfaltige Umwandlungen. Die letzteren verlaufen in verschiedenen Teilen des Pflanzenkörpers verschieden, jedoch immer gesetzmäßig und stellen die allmähliche Differenzierung des embryonalen Plasmas dar, welche mit den Differenzierungen der Zellen während der Gewebsontogenese Hand in Hand vor sich geht.“ Der Einfluß der Meves'schen Anschauungen ist aus diesem Satze leicht zu erkennen, er muß als vorläufig rein hypothetischer Natur hingestellt werden. — Den Satz: Die Chromatophoren entwickeln sich aus Chondriosomen, haben wir schon vorher kritisiert.

Wir müssen schließen mit den schon von Arthur Meyer in nuce gegebenen Erörterungen: Da wir jetzt wissen, daß sich uns

¹⁾ Němec, l. c. S. 481.

²⁾ Straßburger, Histol. Beiträge, Heft VII, 1909, S. 113.

wohlbekannte Dinge mit den Mitochondrienmethoden „gerade wie Mitochondrien färben“ (Chromatophoren bzw. Leukoplasten), so müssen wir zunächst feststellen, welche uns bekannten Dinge sich mit diesen Methoden überhaupt gleichartig färben (wie z. B. verhalten sich Proteinstoffkristalloide, Volutin usw.?). Tritt nun außerdem noch eine Struktur hervor, die wir nicht kennen, so wäre vor allen Dingen ihr mikrochemischer Charakter, dann ihr morphologisches Verhalten und ihre physiologische Funktion festzulegen, um mit einem dergestalt wohlcharakterisierten Objekt den Typ „Mitochondrium“ vorerst festzulegen. Das ist bis zu einem gewissen Grade mit dem von Benda in Samenzellen beschriebenen Mitochondrium der Fall (vgl. die eingangs gegebene Abbildung). Die Anordnung dieser mitochondrialen Elemente ist eine regelmäßig wiederkehrende in den verschiedensten Entwicklungsstufen bei der Umbildung einer Spermatide zum Samenfaden; aus diesen Granulis geht im Verlaufe der Spermatogenese der sog. Spiralfaden hervor. Dieses ursprüngliche Spermatogenesemitochondrium, hat es nun Gemeinsames mit dem Zellmitochondrium als Elementarbestandteil des tierischen Zellplasmas — und worin besteht dieses Gemeinsame außer dem allgemeinen Formkriterium und dem färberischen Verhalten? Worin besteht die morphologische und physiologische Gleichwertigkeit? Und schließlich, wo liegt endlich das Gemeinsame des Spermatogenesemitochondriums und des tierischen Zellmitochondriums einerseits mit den pflanzlichen Mitochondrien bei *Nymphaea*, in Pollenmutterzellen, in Wurzelmeristemzellen, im Pilzascus, in Blattparenchymzellen usw. andererseits in bezug auf morphologische und physiologische Wertigkeit? Erst dann, wenn diese zu fordernden Tatsachen vorliegen, wird man dem Begriffe „Mitochondrium“ auf Grund der übereinstimmenden Befunde ein neues in der pflanzlichen Zelle gefundenes Objekt unterstellen können.

Es muß aber hervorgehoben werden, daß mit den zahlreichen Arbeiten, vor allem auf zoologischem Gebiete, Tatsachen über celluläre Strukturierungen bekannt gegeben sind, die zu neuen Erkenntnissen in der Zellenlehre führen können, wenn es auch noch nicht gelungen ist, das bisher Gefundene zu kategorisieren.

Marburg a. L. im November 1911.

L'étude anatomique des Fougères anciennes et les problèmes qu'elle soulève

par

Paul Bertrand,

Maître de Conférences de Paléontologie Houillère à l'Université de Lille.

Introduction.

Dans un article paru en 1907, M. le Dr. D. H. Scott a résumé pour les lecteurs des *Progressus Rei Botanicae* l'état général de nos connaissances sur la flore paléozoïque.¹⁾ Bien que 5 années se soient écoulées depuis et que beaucoup de découvertes intéressantes se soient produites pendant cette période, il y aurait peu de choses à modifier au tableau d'ensemble, si magistralement présenté par M. Scott. Cette constatation doit nous réjouir; car elle nous montre que beaucoup de faits autrefois très discutés sont maintenant définitivement acquis à la Science.

Nous nous proposons aujourd'hui de reprendre et d'approfondir quelques-unes des parties du sujet traité par M. Scott, il n'avait pu les aborder que dans leurs termes les plus généraux; il s'agit des parties, qui ont trait à l'anatomie des végétaux anciens; c'est en effet de ce côté que les progrès de la Paléobotanique sont les plus continus et les plus décisifs. Dans son article, conçu avant tout au point de vue morphologique et évolutif, M. le Dr. Scott n'a pas manqué de souligner l'importance capitale des végétaux à structure conservée pour l'étude de la flore paléozoïque. Connus seulement à un petit nombre de niveaux, dans quelques localités privilégiées,

¹⁾ D. H. Scott, The present position of Palaeozoic Botany. *Progressus*, Bd. I, Heft 1.

les végétaux à structure conservée sont pourtant indispensables, quand on veut déterminer avec certitude la position systématique et les affinités des types éteints. Les caractères extérieurs, les fructifications même, ne donnent que des indications très limitées, qui s'accompagnent toujours de restrictions dubitatives.

L'objet de la présente étude est de montrer, comment l'organisation interne des végétaux paléozoïques est susceptible de fournir des caractères, parfaitement définis, permettant de les déterminer et de les classer en toute rigueur; pour atteindre ce but, le meilleur procédé paraît être de passer en revue les principaux problèmes, qui ont été résolus récemment grâce à l'emploi des méthodes anatomiques et ceux très nombreux également, que ces méthodes ont révélés. Nous ne chercherons d'ailleurs nullement à être complet, mais seulement à exposer les faits les plus nets et les plus précis.

L'étude anatomique des végétaux très anciens, comme ceux de la période permo-carbonifère, rencontre des difficultés considérables. Ces difficultés ne tiennent pas toutes à l'état fragmentaire des restes organisés, à leur conservation souvent défectueuse; les difficultés les plus grandes résident dans la structure même des fossiles, qui est très différente de celle des plantes actuelles. Beaucoup de botanistes parmi les plus habiles, mis pour la première fois en présence des végétaux paléozoïques se sont trouvés dérouterés. Les caractères, qui avaient paru les meilleurs pour l'étude des types vivants, appliqués brutalement aux fossiles, ont souvent conduit à des erreurs, qui par la suite devaient nous paraître grossières. Il n'est pas inutile d'en rappeler quelques-unes: on croyait autrefois que l'accroissement libéro-ligneux secondaire était caractéristique des Phanérogames; mais on a découvert successivement du bois secondaire chez toutes les classes de Cryptogames vasculaires; cependant Brongniart et ses contemporains, puis à leur suite Renault, s'étaient basés sur ce caractère pour classer les Sigillaires parmi les Phanérogames. Il en a été de même du bois primaire centripète; sans doute, c'est avec raison que l'on a regardé les faisceaux unipolaires diploxylés comme un bon caractère des Phanérogames anciennes; mais il ne faut pas oublier, que le bois primaire centripète plus ou moins développé peut se rencontrer chez beaucoup d'autres groupes. A lui seul, ce caractère n'autorisait pas plus que le bois secondaire, à classer les Sigillaires parmi les Phanérogames. Une des dernières illusions, auxquelles les botanistes ont dû renoncer est celle qui est relative aux brèches foliaires: la présence de brèches foliaires a passé longtemps pour caractéristique des Fougères et des Phanérogames; or les dernières découvertes ont révélé l'existence à l'époque permo-carbonifère de Lépidodendrées, pourvues de brèches foliaires, alors que certaines Osmondacées n'en avaient pas.

Ces exemples et bien d'autres, que l'on pourrait citer, sont quelquefois regardés comme des preuves de l'insuffisance des méthodes anatomiques. Au fond, ils prouvent seulement que les caractères anatomiques doivent être maniés avec prudence. Il faut surtout se garder de croire qu'un seul et même caractère permettra partout et toujours de distinguer tous les groupes; on s'apercevrait bientôt que ce que l'on a pris pour un caractère n'est que la généralisation d'un fait insuffisamment observé.

Nous devons l'avouer du reste, les erreurs, comme celles que nous avons signalées, ne sont pas l'apanage exclusif des botanistes, novices dans l'étude des plantes anciennes; elles sont commises encore de nos jours par quelques spécialistes. Nous ajouterons que ces erreurs tiennent toujours à l'oubli de principes fondamentaux que nous croyons devoir rappeler ici. Toute recherche anatomique sur des types anciens comporte en effet trois opérations essentielles:

1^o Etude de la ramification.

2^o Etude de la différenciation ligneuse.

3^o Comparaison autant que possible avec des types de la même époque.

1^o Etude de la ramification. — Avant de rechercher à quel groupe appartient une plante fossile, il s'agit d'abord de déterminer à quel organe on a affaire, racine, tige ou feuille. Les racines sont d'ordinaire facilement reconnaissables; par contre la distinction des tiges et des feuilles est souvent délicate. Il est extrêmement important de pouvoir étudier la ramification de l'organe considéré, ce qui n'est possible que si l'on dispose d'un nombre suffisant de sections transversales. Les coupes longitudinales ne rendent pas les mêmes services; elles ont le grave inconvénient de sacrifier une grande longueur de l'échantillon.

2^o Etude de la différenciation ligneuse. — D'une façon générale, le bois primaire est beaucoup plus développé chez les plantes anciennes, que chez les plantes actuelles. La situation des pôles et la nature de la différenciation du bois primaire fournissent des caractères aussi importants, que ceux tirés de la ramification. Ces deux groupes de caractères se complètent les uns les autres et doivent toujours être employés concurremment.

L'étude de la ramification combinée avec celle de la différenciation permettra généralement de déterminer d'emblée la position systématique de l'objet considéré. L'étude des *Cladoxylon* a été beaucoup retardée parce que l'état fragmentaire des échantillons n'a pas permis de déterminer exactement leur mode de ramification. Par contre la position systématique du *Stauropteris Oldhamia* a pu être fixée, dès que l'on a connu son mode de ramification. De même les

stipes de *Diplolabis*, *Metaclepsydropsis*, *Ankyropteris* ont pu être déterminés spécifiquement, ou au moins génériquement par l'étude de leur ramification hétérogène.

L'étude de la ramification et celle de la différenciation ligneuse constituent véritablement les deux fils conducteurs, indispensables dans les recherches anatomiques sur les plantes anciennes. C'est en vain que, se basant sur des théories plus ou moins séduisantes, on voudrait substituer à ces deux groupes de caractères, d'autres caractères tirés, soit uniquement de la position relative du bois et du liber, soit de l'ensemble du système vasculaire considéré comme une stèle simple, ou comme une réunion de stèles; on s'apercevrait bientôt que ces caractères sont si élastiques, qu'ils s'appliquent à la fois à tous les grands groupes, dont la distinction devient ainsi absolument arbitraire; ils laisseraient le paléobotaniste complètement désarmé en face des problèmes, qu'il doit résoudre.

3^o Comparaison avec des types de la même époque. — Les caractères, fournis par l'étude anatomique, ne peuvent être convenablement interprétés, que s'ils sont éclairés par une comparaison entre des types contemporains ou du moins peu éloignés dans le temps. On appréciera toute la valeur de cette remarque, quand nous aurons dit que la différenciation ligneuse n'est pas invariable à l'intérieur des grands groupes de végétaux vasculaires. Elle évolue, très lentement il est vrai, à l'intérieur d'un même groupe; mais quand on remonte assez loin dans la série des âges, on trouve des traces manifestes de cette évolution. Il en est de même de la ramification d'un organe donné. Plus les termes de la comparaison sont éloignés dans le temps, plus les conclusions, que l'on prétend en tirer, sont par conséquent sujettes à caution. C'est là un principe, que les paléobotanistes ont trop souvent oublié.

L'idéal serait de pouvoir réunir les trois séries de caractères, fournis par la ramification, par la différenciation ligneuse et par la comparaison avec des types contemporains. Malheureusement l'état de conservation des débris végétaux ne permet pas toujours l'emploi des trois méthodes. Dans bien des cas cependant, on pourra suppléer à l'absence de la ramification par la comparaison avec des types déjà connus. La même méthode permettra de démontrer l'attribution à une même espèce de deux organes séparés. C'est ainsi que les pétioles secondaires de *Clepsydropsis* ont pu être déterminés par comparaison avec les pétioles secondaires de *Metaclepsydropsis*.

Dans quelques cas défavorables, on ne peut pas suivre la ramification et l'on ne connaît aucun type contemporain, comparable à l'objet étudié; alors il est bon d'être très réservé dans ses appréciations; la réserve est encore plus nécessaire, si la conservation de l'objet laisse à désirer, surtout si le système vasculaire paraît tant soit peu déformé.

Est-il besoin d'ajouter que l'anatomiste doit être rompu à la lecture des coupes minces pratiquées au milieu d'un amas végétal, comme celui que l'on trouve dans les coal-balls? Il doit savoir reconnaître un organe donné sous toutes ses formes, en bon état, aplati, écrasé ou même dissocié, afin de ne pas décrire la même espèce sous plusieurs noms distincts; à cet effet, il utilisera souvent avec bénéfice les caractères tirés du tissu fondamental et des tissus superficiels. L'anatomiste averti ne décrira pas comme structure normale un organe, qui a pénétré par intrusion à l'intérieur d'un autre.¹⁾ Il se défiera des cassures en biseau, qui n'intéressent parfois qu'une partie de l'organe étudié; par suite d'accidents de ce genre, certains pétioles de Fougères se montrent pourvus de deux traces foliaires parallèles²⁾; on a vu de même des stipes de Fougères, dans lesquels la couronne libéro-ligneuse était partiellement dédoublée.³⁾

On nous excusera d'avoir rappelé ici ces principes élémentaires; leur oubli donne lieu encore journellement à des erreurs, qui sont heureusement vite réparées.

Nous consacrerons ce premier article aux Fougères paléozoïques. Un second article sera réservé aux Lycopodiales et aux Phanérogames.

Comme préface à notre étude sur les Fougères, nous ne pouvons nous dispenser de reproduire ici les termes mêmes, qui servaient de conclusion à M. le Dr. Scott, il y a 5 ans⁴⁾:

„From what has been said above, it will be evident that our knowledge of Palæozoic Ferns is now in a transitional and somewhat unsatisfactory condition. The old ideas of their predominance have gone, never, probably, to return. — — — I believe, however that such careful investigation will result in the resuscitation of the Palæozoic Ferns as a considerable, though not as a dominant group. — — — At present our knowledge of the Palæozoic Ferns centres in the group Botryopteridæ, the type-family of that ancient Filicinean stock, which has now come to be of supreme interest in the geological history of Vascular Plants.“

¹⁾ Ex.: Racine ayant pénétré dans une tige ou dans un pétiole. — Dans les pétioles de *Clepsydropsis antiqua*, on trouve même des tiges de *Sphenophyllum insigne*; dans ce cas la pénétration paraît postérieure à la mort des deux organes considérés.

²⁾ Accident fréquent dans les pétioles de Zygoptéridées, notamment ceux de *Clepsydropsis antiqua*.

Voir: P. Bertrand, Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, 1909, Pl. XIII, fig. 94.

³⁾ C'est le cas pour la couronne libéro-ligneuse de l'*Osmundites Skidegatensis*, Penhallow.

R. Kidston et Gwynne Vaughan, Fossil Osmundaceæ, Part I, Trans. of the R. Soc. Edinburgh, Vol. 45, part III, 1907, p. 772, Pl. XLV, fig. 23.

⁴⁾ D. H. Scott, loc. cit. p. 189.

Les prévisions de M. le Dr. Scott se sont pleinement réalisées; nous ajouterons que l'état de nos connaissances est aujourd'hui beaucoup plus satisfaisant, qu'il y a 5 ans, bien que non définitif.

Les Fougères paléozoïques à structure conservée, décrites actuellement, rentrent toutes dans trois grands groupes: Osmondacées, Inversicaténales, Psaroniées.¹⁾ C'est dire combien il faut se défier des nouvelles sensationnelles, annonçant la découverte de Polypodiacées à l'époque carbonifère.²⁾ Certes on est en droit de supposer que d'autres groupes ont été représentés à cette époque; les fructifications de Fougères, connues soit à l'état d'empreintes, soit pétrifiées, sont excessivement variées. Les auteurs, qui les ont étudiées, ont cherché à les rapprocher de celles des Fougères actuelles; mais ils ont toujours fait suivre ces rapprochements des restrictions les plus formelles.

Nous commencerons par les Osmondacées; leur découverte dans le Permien supérieur de Russie a modifié notablement l'ensemble de nos connaissances sur les Fougères paléozoïques; nous avons décidé de faire rentrer les Osmondacées secondaires et tertiaires dans le cadre de notre étude, afin de bien montrer la nature et l'étendue des problèmes soulevés par les représentants permien de cette famille. Nous y verrons en outre le grand intérêt, qu'il y a à partir d'une famille de Fougères actuelles et à s'efforcer de la retrouver de proche en proche en remontant le cours des périodes géologiques.

Nous consacrerons plusieurs chapitres aux Inversicaténales (= Botryopteridées Auct.), qui occupent une place prépondérante parmi les Fougères paléozoïques, comme l'avait annoncé M. le Dr. Scott. Leur structure soulève des problèmes d'ordre général qui n'intéressent pas que la classe des Filicinées.

Nous terminerons par les Psaroniées, dont la structure est connue depuis fort longtemps, et qui n'ont pas donné lieu récemment à de grands problèmes, en dehors de celui de leur revêtement radiculaire.

¹⁾ En dehors de ces trois groupes, on ne pourrait citer que les *Tempskya*, dont l'âge n'est pas encore connu exactement. On suppose, qu'ils proviennent du Carbonifère ou du Permien; en réalité ces Fougères n'ont pas été trouvées en place. On les a rapprochées des Schizæacées.

Voir: R. Kidston et D. T. Gwynne Vaughan, On a new species of *Tempskya* from Russia. Verh. d. Russ. Kais. miner. Gesellsch., Vol. XLVIII. 1911.

²⁾ Ex.: le *Flicheia Esnostensis* Pélourde.

Voir: W. T. Gordon, On the structure and affinities of *Diplolabis Römeri*. Trans. of the R. Soc. of Edinburgh, Vol. 47, part. IV, 1911, p. 714.

F. Pélourde, Observations sur un nouveau type de pétiole fossile: le *Flicheia Esnostensis*. Bull. Soc. d'Hist. Nat. d'Autun, Vol. XXI. 1908.

Remarques et définitions.

Pour faciliter la lecture de cet article, il est utile de préciser la signification de quelques termes.

La trace foliaire est, pour nous, l'ensemble du système vasculaire de la feuille. C'est la section transversale de l'ensemble de ce système, soit à l'intérieur du stipe, soit à un niveau quelconque dans le pétiole primaire.

Les marges sont les régions de la trace foliaire qui donnent naissance aux sorties.

Les sorties (ou pièces sortantes) sont les portions du système vasculaire qui se détachent de la trace foliaire pour alimenter les pétioles secondaires.

Les pôles sont les points, où la différenciation ligneuse a commencé; ils sont souvent occupés par des trachées (groupes de protoxylème).

La différenciation du bois primaire chez les Fougères est essentiellement centrifuge et tangentielle. Il importe de spécifier, que, pour déterminer le mode de différenciation, il faut prendre une section transversale de la trace foliaire à son plein épanouissement dans le pétiole primaire.

A l'intérieur du stipe, les cordons de protoxylème, descendus de la fronde, s'éteignent généralement. Cette extinction se fait par pénétration des pôles à l'intérieur du métaxylème primaire. Nous avons là un état réduit, intermédiaire entre le système polarisé de la fronde et le système souvent en grande partie apolaire du stipe. La nature de la différenciation ligneuse dans cette région est donc toujours plus difficile à interpréter.

Le divergeant est la pièce libéro-ligneuse élémentaire la plus simple, que l'on puisse trouver chez les Fougères. Il comprend un pôle ligneux, les deux lames ligneuses divergentes, qui en partent, et le liber, qui les tapisse sur leurs deux faces.

Chapitre I.

Les Osmondacées récentes.

Sommaire.

1. Coup d'œil d'ensemble sur les Osmondacées fossiles à structure conservée.
 2. Le groupe des *Osmundites*.
 3. Caractères généraux du stipe des *Osmundites*.
 4. Caractères généraux de la fronde des *Osmundites*.
 5. Emission des traces foliaires.
 6. Résumé. — Evolution du système vasculaire chez les *Osmundites*.
-

1. Coup d'œil d'ensemble sur les Osmondacées fossiles à structure conservé.

Si l'on recherche spécialement dans la série des terrains sédimentaires, déposés à la surface du globe, les Fougères à structure conservée susceptibles d'être rapportées à la famille des Osmondacées, on constate qu'elles se divisent en deux groupes:

Le premier groupe est constitué par les *Osmundites* qui appartiennent tous aux terrains secondaires et tertiaires et dont le type le plus ancien, l'*O. Dunlopi*, remonte au Jurassique.

Le second groupe comprend les genres: *Zalesskya*, *Thamnopteris*, *Bathypteris*, *Anomorrhaea*, qui proviennent tous du Permien supérieur. Nous l'appellerons groupe des Osmondacées permienues.

Entre le Permien supérieur et le Jurassique, on n'a pas encore trouvé de représentant pétrifié de la famille des Osmondacées. C'est là une lacune fâcheuse, mais que l'on peut espérer voir combler par la suite, d'autant plus que des empreintes de feuilles du Jurassique inférieur et du Trias, ont été décrites comme portant des sporanges à anneau équatorial incomplet, semblables à ceux des *Todea*.¹⁾

¹⁾ F. Krasser, Die Diagnosen der von D. Stur in der obertriadischen Flora der Lunzerschichten als Marattiaceenarten unterschiedenen Farne. Sitz. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 118, Abt. 1. 1909.

F. Leuthardt, Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel, Teil II. Abhandl. Schweiz. Pal. Gesell., Bd. 31, p. 25. 1904.

R. Zeiller, Eléments de Paléobotanique, p. 64. 1900. Cet auteur signale certaines Fougères rhétiennes, référables aux *Todea*, et peut-être quelques espèces de la flore triasique (?)

On ne connaît pas non plus d'*Osmondacée* véritable plus ancienne que le Permien supérieur; les Fougères, que l'on serait tenté de considérer comme telles, rentrent en réalité dans la famille des *Zygopteridées* ou dans celle des *Botryopteridées*. Il est vrai, que beaucoup de sporanges du Houiller et du Permien ont été comparés à ceux des *Osmondacées*¹⁾; mais il est également possible, que ces sporanges appartiennent à la famille des *Botryopteridées*.²⁾

Les exemplaires du groupe des *Osmundites* et du groupe *Zalesskya-Thamnopteris* sont encore actuellement peu nombreux. Pour réunir la série des formes qu'ils ont décrites, MM. Kidston et Gwynne Vaughan ont dû faire appel aux musées du monde entier. C'est ainsi qu'ils ont soumis à un examen détaillé des espèces découvertes dans le Jurassique de la Nouvelle-Zélande, dans le Wealdien du Cap, le Crétacé du Canada, le Permien de Russie. Cette énumération même nous apprend que la famille des *Osmondacées* a été largement représentée sur toute la surface du globe, au cours des âges géologiques. Quelque fragmentaires ou isolés que soient encore les documents recueillis, il est donc intéressant d'en tirer une vue d'ensemble sur l'histoire de la famille. C'est à quoi se sont appliqués MM. Kidston et Gwynne Vaughan; les résultats auxquels ils sont parvenus sont des plus remarquables; dans les pages suivantes nous essaierons de résumer les conclusions les plus importantes de leurs travaux.³⁾

2. Le groupe des *Osmundites*.

Le groupe des *Osmundites* s'étend depuis le Jurassique jusqu'à nos jours. Toutes les espèces, classées sous ce nom, sont des *Osmondacées* incontestables; elles offrent les plus grandes analogies structurales avec les genres *Osmunda* et *Todea*; la seule question, qui pourrait se poser à leur égard, serait de savoir auquel de ces deux genres il faut les rapporter. Cette question paraîtra sans doute peu importante en regard des autres problèmes, que nous nous proposons. En l'absence des fructifications et des caractères morphologiques indispensables, il est tout indiqué de conserver le genre *Osmundites* distinct, à côté des genres *Osmunda* et *Todea*. Il est possible, que l'on soit amené par la suite à faire des coupures dans le genre *Osmundites*.

Nous décrirons brièvement la structure moyenne d'un *Osmundites*.

¹⁾ par ex.: *Todeopsis primaeva*. B. Renault, Flore fossile du Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac., 2^{ème} partie. 1896.

²⁾ D. H. Scott, Sporangia attributed to *Botryopteris antiqua*, Kidston. Ann. of Bot., Vol. XXIV, No. 96. Oct. 1910.

³⁾ R. Kidston et D. T. Gwynne Vaughan. On the fossil *Osmundaceæ*, Parts I—IV. Trans. of the R. Soc. of Edinburgh, Vol. 45, 46, 47. 1907—1910.

3. Caractères généraux du stipe des *Osmundites*.

Le système vasculaire des stipes d'*Osmundites* se présente sous la forme d'un réseau cylindrique (lattice work tube), constitué par des cordons réparateurs à parcours sinusoïdaux alternant avec les génératrices foliaires. Les cordons foliaires prennent naissance à la pointe inférieure des mailles de ce réseau. Les brèches foliaires (foliar gaps), correspondent précisément aux mailles du réseau. Elles intéressent toute l'épaisseur du cylindre vasculaire et mettent généralement en contact le tissu fondamental externe avec la moëlle.

En section transversale, chaque réparatrice ligneuse (cordon réparateur = supplying bundle = Ersatzstrang) a la forme d'une lame plus ou moins épaisse, allongée radialement. Elle est apolaire, c'est-à-dire dépourvue d'éléments de protoxylème; elle est composée uniquement de gros vaisseaux à ponctuations aréolées multisériées. Le nombre des réparatrices ligneuses est variable d'une espèce à l'autre, même d'un exemplaire à l'autre. Il n'est pas inférieur à 70 chez l'*O. skidegatensis*, figuré par MM. Kidston et Gwynne Vaughan; il est de 21 chez *O. schemnitzensis*.

Les réparatrices simples sont tantôt isolées, tantôt groupées par deux ou par trois; la forme des massifs anastomotiques, la forme des

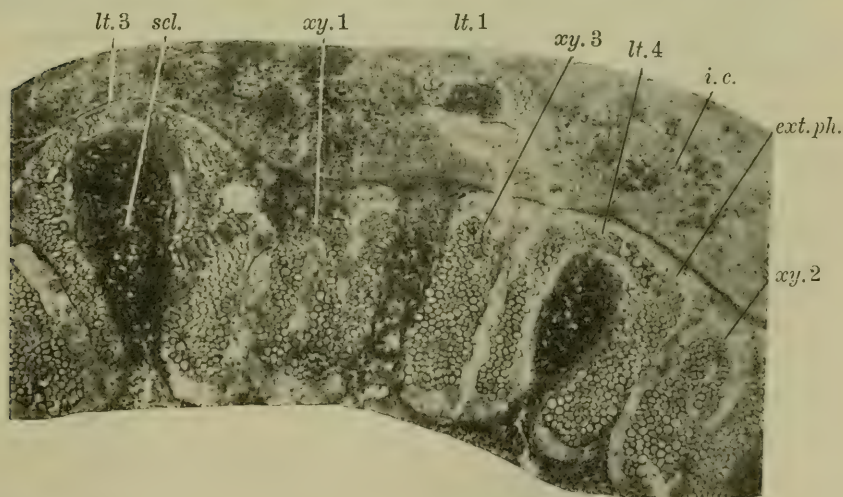


Fig. 1. *Osmundites skidegatensis* Penhallow. Section transversale d'une partie de la couronne libéro-ligneuse, montrant l'émission des traces foliaires. — *lt.1*, *lt.3*, *lt.4*, traces foliaires sortantes; *xy.1*, *xy.2*, *xy.3*, pôles sortants (état de divergeant fermé); *i.c.*, écorne interne; *ext.ph.*, liber externe; *scl.*, sclérenchyme. (× 11.)

D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

réparatrices ligneuses, l'aspect général du cylindre vasculaire tout entier, en section transversale, sont de tous points semblables à ce que l'on observe chez les Osmondacées actuelles (fig. 1).

Il y a un liber externe et parfois un liber interne,¹⁾ qui peuvent atteindre un degré de différenciation égal ou même supérieur à celui des Osmondacées actuelles; par exemple: chez *O. skidegatensis*, non seulement le tissu fondamental externe se met en rapport avec le tissu fondamental interne (moëlle) par l'intermédiaire des brèches foliaires; mais encore le liber interne entre en connexion avec le liber externe; les bords des brèches foliaires sont donc tapissés de liber.

Le liber proprement dit comprend plusieurs assises de grosses cellules criblées, bordées extérieurement d'éléments plus petits, représentant le protophloème. Entre le bois et le liber, plusieurs rangées de petits éléments parenchymateux forment une gaine autour du bois (= xylem sheath, des auteurs anglais); c'est le tissu couramment désigné dans les traités d'anatomie végétale sous le nom d'amylome, parce que, en dehors de son rôle de tissu neutre interposé entre le bois et le liber, il a encore la faculté d'emmagasiner des grains d'amidon.

Enfin le liber est lui-même enveloppé par un péricycle (assise péricambiale de Nägeli) et un endoderme (gaine casparyenne), qui ne sont pas toujours reconnaissables sur les fossiles. On sait combien leur caractérisation est parfois difficile sur certaines Fougères vivantes. A la place, de l'endoderme MM. Kidston et Gwynne Vaughan ont observé des lits de cellules poreuses (porose layers) étirées tangentiellement.²⁾

L'intérieur du cylindre vasculaire est rempli par un tissu parenchymateux, à parois plus ou moins épaissies, parfois sclérifiées. C'est une véritable moëlle (tissu fondamental interne), sauf chez *O. Kolbei*, qui posséderait une moëlle mixte (mixed pith = moëlle mélangée) avec des éléments vasculaires (trachéides courtes réticulées) mélangés à des cellules parenchymateuses à parois minces (= fibres primitives recloisonnées).

Il est superflu d'insister sur la structure des tissus corticaux; la disposition des tissus sclérifiés, qui enveloppent les traces foliaires, varie naturellement d'une espèce à l'autre.

¹⁾ Ce dernier toutefois n'a été bien observé que chez *O. skidegatensis*.

²⁾ Fossil Osmundaceæ, part I, p. 771.

Les auteurs comparent ces éléments aux couches poreuses signalées par Zenetti chez les Osmondacées actuelles.

4. Caractères généraux de la fronde des *Osmundites*.

Le port général de la fronde n'est pas connu chez les *Osmundites* à structure conservée¹⁾; on ne possède en général que les bases des pétioles primaires, demeurées adhérentes au stipe; ces bases sont assez altérées extérieurement, puisque l'on n'a pas pu constater la présence ou l'absence d'une commissure, réunissant les ailes stipulaires, caractère propre aux *Todea*.

La section transversale du pétiole primaire, au voisinage du stipe, a la forme d'un losange, dont les angles latéraux, plus allongés, constituent des expansions stipulaires (stipular wings). Ces expansions sont parcourues par des cordons de fibres sclérifiées, dont la disposition variable peut fournir des caractères spécifiques.

Les pétioles sont plus ou moins serrés autour du stipe; généralement ils s'évasent jusqu'à un certain niveau au-dessus de leur point d'insertion. Un caractère important, qui se retrouve chez les *Osmondacées* actuelles, est l'existence de zones ou couronnes de frondes avortées (frondes scariées), qui s'intercalent régulièrement au milieu des couronnes de frondes normalement développées.

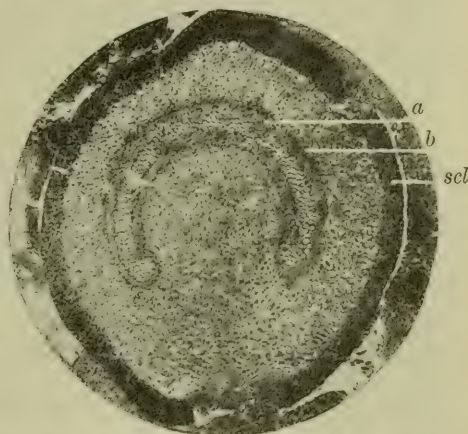


Fig. 2. *Osmundites Kolbei* Seward. — Section transversale d'un pétiole. *a*, trace foliaire; *b*, endoderme; *scl*, gaine mécanique sclérifiée. (× 8,5.)

D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

La trace foliaire a la forme d'un arc à concavité tournée vers le stipe, avec bords antérieurs rabattus vers l'intérieur et enroulés en crosses. La lame ligneuse est pourvue de plusieurs pôles régulièrement distribués sur son bord interne (endarchie) (fig. 2 et 3); à partir de chaque pôle, le bois est différencié dans une direction centrifuge, puis tangentielle; de chaque pôle partent deux lignes (ou surfaces) de différenciation ligneuse divergentes. Chaque segment de la trace foliaire, commandé par un pôle, peut être considéré comme une pièce élémentaire ou divergeant. La trace foliaire toute entière *a*, d'après la terminologie proposée par MM.

¹⁾ Toutefois, on connaît de nombreuses empreintes de frondes que l'on rapporte aux *Osmondacées* et dont quelques-unes ont été presque certainement portées par des *Osmundites*. — Le port de ces frondes rappelle les *Todea* et les *Osmunda*.

C. Eg. Bertrand et F. Cornaille¹⁾, la valeur d'une chaîne de divergeants.²⁾

La lame ligneuse est tapissée de liber sur ses deux faces (fig. 3). Le liber interne et le liber externe sont différenciés comme chez les *Osmondacées* actuelles; la présence d'éléments sécréteurs, dans le péri-cycle est encore une particularité commune aux *Osmundites* et aux *Osmondacées* actuelles.

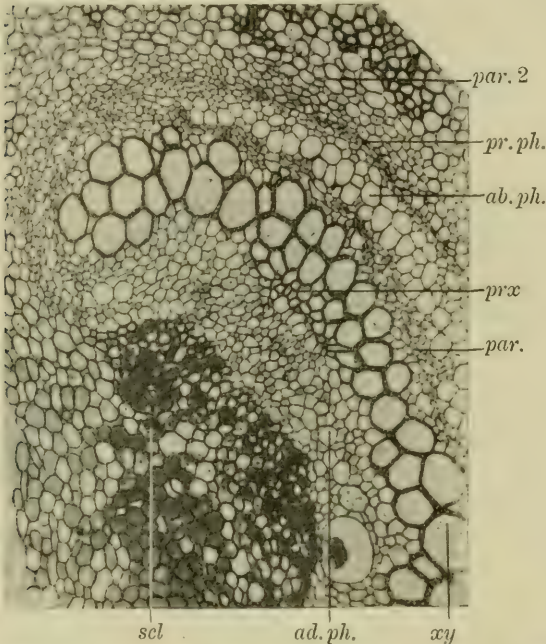


Fig. 3. *Osmundites skidegatensis* Penhallow. — Une des extrémités antérieures de la trace foliaire, montrant un divergeant. *prx*, pôle du divergeant; *xy*, bois; *scl*, sclérénchyme; *ad. ph.*, liber antérieur; *ab. ph.*, liber postérieur; *par.*, gaine du bois; *pr. ph.*, protophloème; *par. 2*, tissu parenchymateux intercalé entre le liber et la gaine mécanique sclérifiée. (X 70.)

D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

aux points, où la trace foliaire se recourbe vers l'avant pour constituer les demi-arcs antérieurs. La trace foliaire toute entière se trouve

Les autres tissus de la fronde: tissu fondamental à parois minces et gânes mécaniques sclérifiées, n'offrent que des variantes spécifiques. Certains *Osmundites* ont une gaine mécanique soutenant le bord interne de la trace foliaire, en plus de la gaine externe normale; ce caractère fait défaut chez d'autres espèces.

Ramification du pétiole primaire. — Les régions de la trace foliaire, qui donnent naissance aux sorties (marges de MM. C. Eg. Bertrand et F. Cornaille), ne se trouvent pas aux extrémités de l'arc vasculaire. Elles sont situées latéralement

¹⁾ C. Eg. Bertrand et F. Cornaille, La masse libéro-ligneuse élémentaire des Filicinées actuelles et ses principaux modes d'agencement dans la fronde. Travaux et Mém. de l'Univ. d. Lille, t. X. 1902.

²⁾ Remarque. — Chez les *Osmondacées*, la trace foliaire ne se segmente jamais en ses pièces élémentaires. On ne trouve donc pas de divergeant simple isolé, si ce n'est dans les ramifications élevées de la fronde, où la chaîne se réduit à un seul divergeant.

donc divisée par les marges en un arc postérieur et deux demi-arcs antérieurs.

La ramification des *Osmundites* suit d'ailleurs des règles simples et générales, qu'il nous suffira d'énoncer ici:

Règles de l'édification parallèle. — 1° Le plan de symétrie du pétiole secondaire est sensiblement parallèle au plan de symétrie du pétiole primaire qui le porte.

2° L'arc vasculaire du pétiole secondaire est une réduite de la trace foliaire du pétiole primaire. Il tend à s'édifier parallèlement et le plus semblablement possible à cette dernière.

3° Les différentes régions de l'arc vasculaire du pétiole secondaire s'attachent sur les régions homologues de la trace foliaire principale: l'arc postérieur sur l'arc postérieur, l'arc antérieur sur l'arc antérieur.

N.B. — Les mêmes règles définissent les rapports entre les pétioles d'ordre n et $n + 1$.

5. Ramification hétérogène du stipe des *Osmundites*.

Emission des traces foliaires. — Pour donner naissance à une trace foliaire, il est nécessaire que deux réparatrices simples s'anastomosent. La trace foliaire apparaît sur le bord externe du massif ainsi constitué. Elle est d'abord indiquée par la présence d'un renflement ligneux, pourvu d'un pôle central. Plus haut devant le pôle unique s'établissent des éléments à parois minces (= fibres primitives, parenchyme interne), puis le nombre des pôles augmente par division du pôle unique; il apparaît également du liber interne.

Quand la trace foliaire se détache de l'anneau vasculaire, elle a la forme d'un arc plus ou moins courbé, à concavité antérieure, tapissé de liber sur ses deux faces. En face d'elle, s'ouvre dans le cylindre vasculaire une brèche, résultant de la séparation des deux massifs réparateurs, momentanément accolés (fig. 1). Très petite d'abord, la trace foliaire augmente de volume et surtout de largeur en traversant les tissus corticaux. En s'élevant dans le pétiole, elle réalise de plus en plus nettement la forme classique, dite en fer à cheval.

Afin de bien saisir la nature des relations, qui unissent la trace foliaire au système vasculaire du stipe, il est utile de suivre les mêmes phénomènes en sens inverse:

Rentrée de la trace foliaire dans le stipe. — La trace foliaire, coupée à un niveau assez élevé dans le pétiole primaire, se présente à son maximum d'épanouissement sous la forme d'un fer à cheval à extrémités antérieures, rabattues en crosses, vers le plan de symétrie (voir ci-dessus, p. 193). Si on la suit vers le bas, jusqu'à son insertion sur le cylindre vasculaire du stipe, on la voit se simplifier.

L'arc libéro-ligneux se contracte, diminue de largeur et de volume; les cordons de protoxylème diminuent de nombre; ils se jettent les uns sur les autres jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'un seul pôle. Les deux extrémités de l'arc ligneux s'accolent à deux massifs réparateurs voisins; ceux-ci fusionnent largement avec le bois de la trace et entre eux; le liber interne de la trace s'éteint, puis les fibres primitives placées devant le pôle disparaissent à leur tour.

Finalement la trace foliaire n'est plus indiquée que par un seul pôle intérieur au bois (état de *divergeant fermé*); le dernier cordon de protoxylème s'éteint en descendant dans le stipe et les deux réparatrices ligneuses, momentanément accolées se séparent.

Tous ces états successifs de la trace foliaire sortante représentent donc des réduites d'un système vasculaire plus complexe, obligé de se condenser avant de s'unir au système vasculaire du stipe.

Le départ des traces foliaires chez les *Osmundites* est accompagné de l'émission de deux racines, qui s'insèrent l'une à droite, l'autre à gauche de la trace foliaire; ce caractère se retrouve non seulement chez les *Osmondacées*, et chez un grand nombre de Fougères, mais encore chez certains membres de la famille des *Zygoptéridées*, en particulier chez les *Asterochlaena*. Les racines des *Osmundites* éprouvent quelque peine à traverser les bandes de tissu sclérifié englobant les traces foliaires; elles sont souvent obligées de remonter vers le haut, pour franchir ces obstacles.

6. Résumé.

En résumé, les *Osmundites* offrent les caractères suivants:

1^o Leur trace foliaire a la forme d'un arc à concavité antérieure, à extrémités recourbées en crosses vers l'intérieur, avec pôles régulièrement distribués à la face antérieure de la lame ligneuse (*endarchie*).

2^o Dans la trace foliaire à son maximum d'épanouissement, la différenciation ligneuse est centrifuge et tangentielle (état de *divergeant ouvert*).

3^o La trace foliaire, à son maximum de condensation ou de réduction dans le stipe, tombe à l'état de *divergeant fermé* c'est-à-dire d'une masse de bois pleine avec pôle central.

4^o Le système vasculaire du stipe constitue un cylindre divisé en cordons réparateurs alternant avec les génératrices foliaires (*dictyostèle*). Ce système est dépourvu de cordons de protoxylème propres. C'est un système de masses apolaires. Les brèches foliaires traversent toute l'épaisseur du cylindre vasculaire.

Le cylindre vasculaire comprend: bois, liber interne et liber externe, endoderme. L'intérieur du cylindre est rempli par de la moëlle (= tissu fondamental interne).

5° La rentrée de toute trace foliaire provoque la fusion de deux massifs réparateurs consécutifs. Les pôles, que l'on observe à la périphérie des massifs anastomotiques ainsi formés, n'appartiennent pas au système vasculaire du stipe; ils représentent en réalité le prolongement des cordons de protoxylème descendus des frondes. Ils s'éteignent vers le bas.

Les caractères, résumés ci-dessus, s'appliquent dans leur ensemble non seulement aux *Osmundites*, mais à toutes les Osmondacées actuelles;



Fig. 4. *Osmundites Dunlopi* Kidst. et G. V. — Section transversale d'une partie de la couronne ligneuse, montrant l'émission d'une trace foliaire. (X 30.)
D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

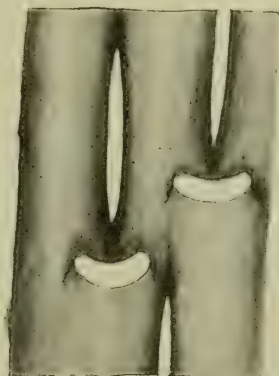


Fig. 5. *Osmundites Kolbei* Seward. — Parcours de faisceaux vu de l'extérieur montrant l'émission des traces foliaires.
D'après Kidst. et G. V.

il faut noter que chez ces dernières le liber interne est représenté seulement en puissance par la couche de cellules, intercalée entre le bois et l'endoderme interne. Deux *Osmundites* nous offrent cependant des exceptions remarquables, qui acquièrent tout de suite un très grand intérêt, car elles sont susceptibles de nous ouvrir des aperçus sur l'évolution du système libéro-ligneux chez les Osmondacées.

Chez le plus ancien de tous les *Osmundites*, l'*O. Dunlopi* que l'on trouve dans le Jurassique de la Nouvelle-Zélande, associé aux frondes du *Cladophlebis denticulata*, les brèches foliaires n'entament qu'une partie du système vasculaire, de sorte que l'anneau ligneux reste continu sur son bord interne (fig. 4): les massifs réparateurs ne s'isolent jamais complètement les uns des autres; ils restent toujours coalescents par leur partie la plus profonde; normalement le tissu fondamental interne n'entre pas en contact avec le tissu fondamental externe.

Un phénomène analogue s'observe chez l'*Osmundites Kolbei* Seward, du Wealdien du Cap: la trace foliaire, en quittant l'anneau ligneux, n'y laisse d'abord qu'un sillon peu profond; ce sillon s'approfondit vers le haut et finit par traverser de part en part le cylindre ligneux, y ouvrant ainsi une fenêtre (fig. 5). Autrement dit, la brèche foliaire ne s'ouvre tout à fait qu'à un niveau supérieur à celui où la trace foliaire s'est détachée du cylindre vasculaire; la brèche est donc incomplète dans le sens longitudinal. *O. Kolbei* est à ce point de vue intermédiaire entre *O. Dunlopi*, où les brèches foliaires sont fermées vers l'intérieur, et les Osmondacées modernes, où la brèche s'ouvre immédiatement au niveau du départ foliaire. Le même *O. Kolbei* possède en son centre non une moëlle véritable, mais une moëlle mixte, c'est-à-dire avec éléments conducteurs courts, mêlés au parenchyme.

On peut évidemment soutenir qu'*O. Dunlopi* et *O. Kolbei* sont des types aberrants, qui ont évolué pour eux-mêmes dans une direction spéciale, sans offrir d'autres rapports avec les types plus récents. Rien n'autorise pourtant une pareille conclusion. Il est plus avantageux et surtout plus fécond au point de vue phylogénique de les considérer comme s'écartant peu de la ligne de descendance normale des Osmondacées. Ceci nous conduit à admettre, il est vrai, que le système vasculaire des Osmondacées actuelles, à cordons réparateurs isolés, alternant avec les génératrices foliaires, n'a pas toujours existé tel quel; il résulte de l'évolution et de la différenciation d'un anneau libéro-ligneux continu, à brèches foliaires peu marquées ou nulles.

Cette notion n'a rien qui doive nous surprendre. Au contraire, si les Osmondacées actuelles sont dérivées de Fougères plus anciennes, nous devons nous attendre à trouver chez ces ancêtres fossiles d'autres caractères que ceux, par lesquels nous avons pris l'habitude de définir invariablement le type osmondacéen. Il est sage alors de mettre de côté toutes les idées préconçues, que nous pouvions avoir et de nous laisser guider dans ce travail d'induction uniquement par les faits, c'est-à-dire par les caractères anatomiques des types fossiles eux-mêmes.

Chapitre II.

Les Osmondacées Permiennees.

Sommaire.

1. Le stipe du *Thamnopteris Schlechtendalii*.
 2. Structure du pétiole primaire du *Thamnopteris*.
 3. Les états successifs de la trace foliaire.
 4. Position systématique du *Thamnopteris*.
 5. L'évolution du système libéro-ligneux du stipe chez les Osmondacées.
 6. Le problème de la médullation chez les Osmondacées.
 7. L'évolution de la trace foliaire chez les Osmondacées. — Signification phylogénique des états successifs de la trace foliaire.
-

Tandis que les *Osmundites* secondaires et tertiaires viennent se placer d'emblée à côté des genres *Osmunda* et *Todea*, dont ils possèdent les caractéristiques les plus essentielles, tant au point de vue de la structure interne que de la forme de l'appareil végétatif, il n'en est pas de même des Osmondacées permiennees, qui nous ont été révélées par les beaux travaux de MM. Kidston et Gwynne Vaughan. A ce groupe appartiennent les quatre genres: *Zalesskya* Kidst. et G. V. (= *Chelepteris* Eichwald), *Thamnopteris* Brongn. (= *Sphallopteris* Eichw.), *Anomorrhaea* Eichw. et *Bathypteris* Eichw., qui proviennent tous quatre du Permien supérieur de l'Oural. Ils ont été trouvés dans la même localité du gouvernement d'Orenbourg, dans le même horizon géologique: la zone des grès cuivreux, P2, des géologues russes. Ils avaient été décrits primitivement par Eichwald¹⁾ uniquement d'après les caractères extérieurs. Ces caractères, s'appliquant tantôt à des tiges revêtues par les bases des pétioles, tantôt à des tiges décortiquées, à l'état knorrioïde, sont dénués de toute valeur. Il en est autrement des caractères fournis par la structure interne, grâce auxquels les auteurs anglais ont pu définir les quatre genres.²⁾

1. Le stipe du *Thamnopteris Schlechtendalii*.

Le type du groupe est le *Thamnopteris Schlechtendalii*. C'est une Fougère à stipe dressé, presque arborescente, de dimensions assez fortes, plutôt inusitées pour une Osmondacée: le stipe proprement dit

¹⁾ Eichwald, *Lethaea Rossica*, Vol. I. 1860.

²⁾ Kidston et Gwynne Vaughan, *Fossil Osmundaceæ*, parts II et III, op. cit. 1908—1909.

mesure en effet 5 cm. de diamètre; avec son revêtement foliaire, il dépassait probablement 12 cm. de diamètre (fig. 6).

Le *Thamnopteris* nous offre, à côté de caractères franchement osmondacéens, d'autres caractères absolument nouveaux et inattendus.

La structure du stipe notamment s'écarte beaucoup du type osmondacéen, que nous avons appris à connaître dans les pages précédentes. Il n'y a plus ici d'anneau ligneux discontinu; à cordons réparateurs alternant avec les génératrices foliaires. Au lieu d'un réseau tubulaire, nous trouvons un cylindre plein, complètement dépourvu de brèches foliaires: les traces foliaires prennent naissance sous forme de saillies, qui se détachent sans laisser aucune dépression ou sillon à la périphérie du cylindre ligneux.

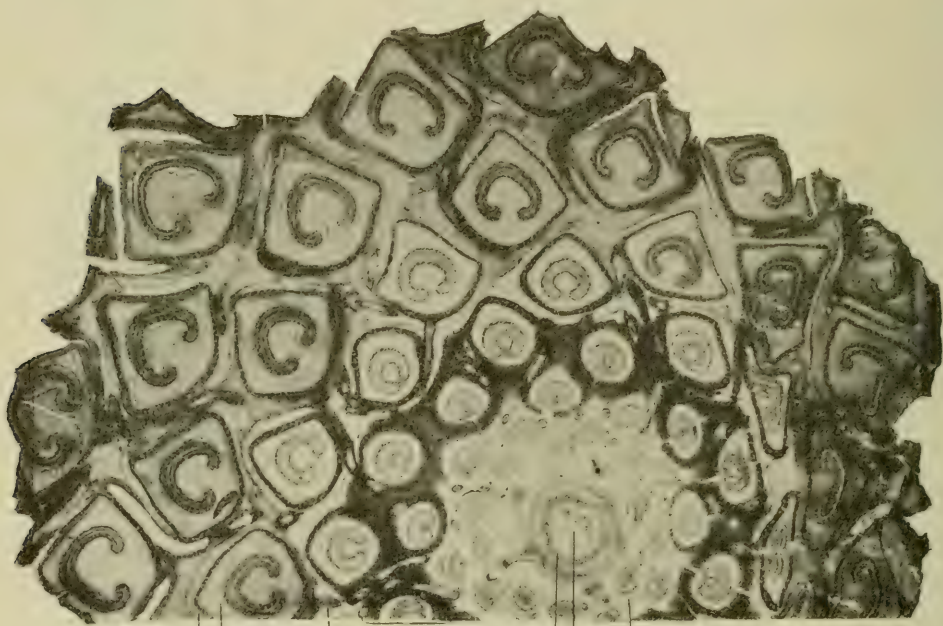


Fig. 6. *Thamnopteris Schlechtendalii* Eichwald. — Section transversale du stipe. (X 1,1.) D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

Celui-ci n'est pas homogène; il comprend deux régions fortement contrastées l'une par rapport à l'autre: un axe central et une région périphérique (fig. 7). L'axe central est composé d'éléments larges, courts, à contour irrégulier, à parois peu épaissies. Ce sont des trachéides réticulées; leur disposition en files verticales montre qu'elles sont différenciées directement aux dépens de fibres primitives recloisonnées.

La région périphérique du bois est constituée par des éléments étroits. Ce sont des trachéides normales, allongées verticalement, à

ponctuations multisériées du type classique. Il n'y a pas au centre du bois d'éléments parenchymateux, mélangés aux éléments réticulés.

Les autres détails histologiques du stipe de *Thamnopteris* rappellent au contraire les caractères habituels des Osmondacées. Autour du bois, on trouve successivement:

Une gaine parenchymateuse (xylem sheath) comprenant 6 à 8 rangées de petites cellules, un liber comprenant 4 à 6 rangées de gros tubes criblés, sans addition de parenchyme libérien, un péri-cycle et un endoderme bien définis. Il faut noter l'absence de protophloème différencié et de lits poreux (porose layers), caractéristiques des Osmondacées plus récentes.

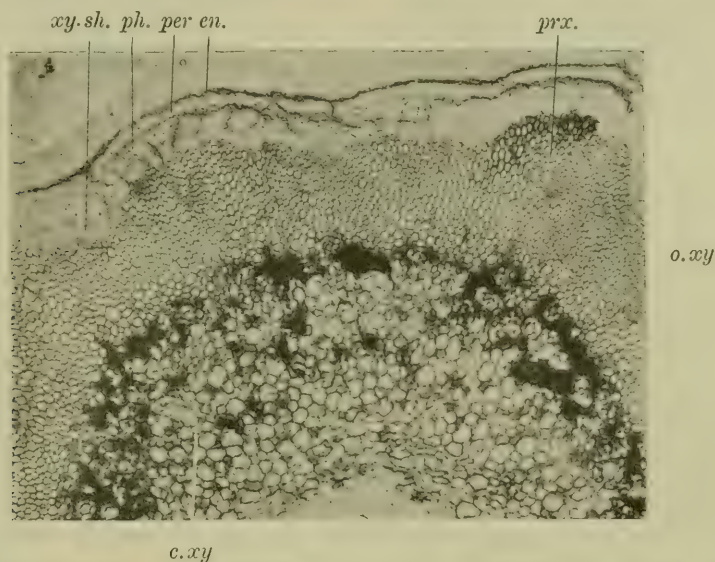


Fig. 7. *Thamnopteris Schlechtendalii* Eichwald. — Section transversale de la couronne vasculaire, montrant les deux sortes de bois. *c.xy*, trachéides internes; *o.xy*, couronne ligneuse périphérique; *prx.*, pôle ligneux sortant (trace foliaire à l'état de divergeant fermé); *xy.sh.*, gaine du bois; *ph.*, liber; *per*, péri-cycle; *en.*, endoderme. (× 11.)

D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

Le cylindre vasculaire enfin est enveloppé par une écorce parenchymateuse épaisse et par une gaine mécanique sclérifiée, relativement mince, résultant de la coalescence des gaines propres à chaque pétiole.

Les bases des pétioles constituent autour du stipe un revêtement épais, qui était sans aucun doute plus épais encore du vivant de la plante. On ne trouve pas dans cette masse des couronnes de frondes scarieuses, alternant avec les frondes normales.

Les pétioles ont, en section transversale, la forme de losanges à angle antérieur obtus et arrondi, à angle postérieur aigu ou droit et

plus développé. Chaque pétiole est largement en contact sur ses quatre faces avec les pétioles voisins. Entre eux circulent de petites racines à faisceau bipolaire, qui ont pris naissance sur les flancs ou sur le dos des traces foliaires au voisinage de leur insertion sur le cylindre vasculaire.

2. Structure du pétiole primaire de *Thamnopteris Schlechtendalii*.

Les pétioles, les plus extérieurs, possèdent une trace foliaire osmondacéenne typique. La lame ligneuse est mince; elle offre 20 pôles distribués sur son bord interne; ses extrémités antérieures sont recourbées en crosses; les flancs de l'arc postérieur sont aplatis, ou même légèrement déprimés, particularité qui a été signalée par MM. C. Eg. Bertrand et F. Cornaille chez *Osmunda regalis*.

La disposition du liber, enveloppant complètement le bois et pourvu de protophloème, de l'endoderme, du péricycle, de l'amylome (xylem sheath), réduit finalement à une seule rangée de cellules, rappelle les Osmondacées actuelles. Il faut retenir tout particulièrement la présence de sacs sécréteurs dans le péricycle, évidemment homologues des sacs mucilagineux, qui occupent la même situation dans la fronde des Osmondacées actuelles.

La trace foliaire est enveloppée par un parenchyme épais; les éléments les plus internes de ce parenchyme ont leurs parois épaissies; ils constituent une gaine scléreuse discontinue autour de la trace foliaire. Extérieurement, on trouve une gaine mécanique sclérifiée, bien caractérisée, quoique relativement mince; elle dessine un losange, dont les côtés sont parallèles aux faces du pétiole. A l'extérieur de cette gaine, il y a enfin un parenchyme externe et un épiderme. La base du pétiole est pourvue d'expansions stipulaires parcourues par des cordons scléreux.

3. Etats successifs de la trace foliaire.

En ce qui concerne les états successifs de la trace foliaire, le *Thamnopteris* paraît s'écarter beaucoup des Osmondacées plus récentes. Nous avons vu que chez ces dernières la trace foliaire présente dès sa libération la forme d'un arc à concavité antérieure; elle possède déjà en petit les caractères, que nous trouverons réalisés avec plus d'ampleur et de netteté au niveau où la trace atteint son plein épanouissement.

Chez *Thamnopteris*, la trace foliaire est émise sous forme d'une masse de bois pleine ovale, à pôle central (mode d'émission proto-

stélique des auteurs anglais); c'est l'état de divergeant fermé, qui est caractérisé par la présence d'une bande importante de bois primaire centripète en avant du bois primaire centrifuge.

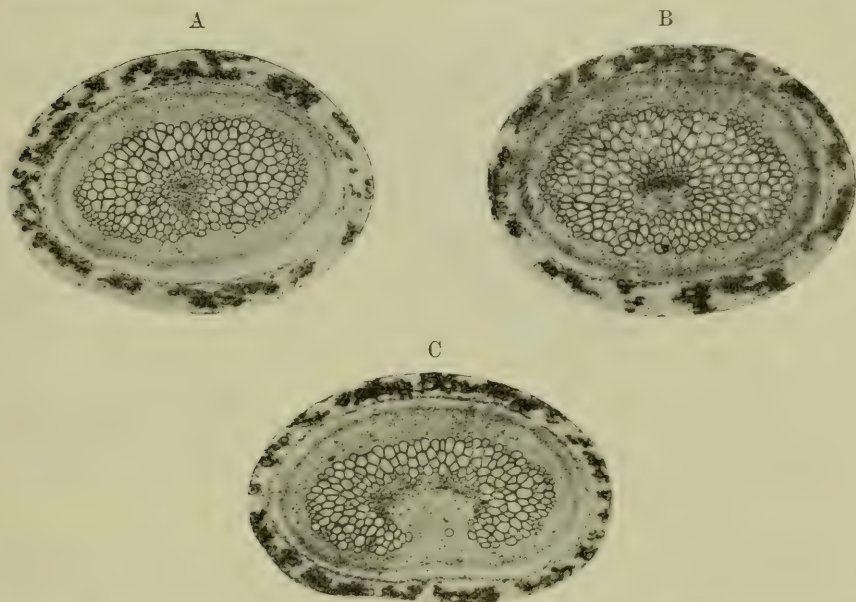


Fig. 8. *Thamnopteris Schlechtendalii* Eichwald. — Etats successifs de la trace foliaire. ($\times 13$.)

- A. Trace foliaire sortante à l'état de divergeant fermé (état No. 1).
- B. Trace foliaire sortante à l'état annulaire (état No. 2).
- C. Trace foliaire sortante à l'état No. 3.

D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

A mesure qu'on s'élève le long du cordon foliaire, il se transforme et présente successivement les aspects suivants en section transversale:

1. Masse ligneuse ovale à protoxylème central (fig. 8, A).
2. Masse ligneuse annulaire avec parenchyme interne, placé devant le protoxylème (fig. 8, B).
3. Arc ligneux ouvert en avant, pourvu de deux ou plusieurs pôles sur son bord interne. Disparition du bois primaire centripète (fig. 8, C).
4. Arc ligneux concave de plus en plus volumineux, tapissé de liber sur ses deux faces. Multiplication des pôles jalonnant le bord antérieur de l'arc ligneux.
5. Trace foliaire osmondacéenne à son plein épanouissement, pourvue de 10 à 20 pôles (fig. 9; voir aussi plus loin: fig. 44, chap. VI).

Ainsi la trace foliaire des *Thamnopteris* offre dans ses parties les plus inférieures une structure très différente de celle des *Osmondacées* actuelles.

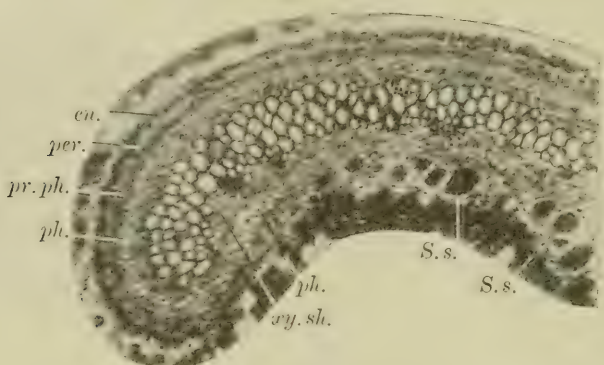


Fig. 9. *Thamnopteris Schlechtendalii* Eichwald. — Section transversale de l'extrémité antérieure de la trace foliaire. — *ph.*, liber; *xy.sh.*, gaine du bois; *pr.ph.*, protophloème; *per.*, péricycle; *en.*, endoderme; *S.s.*, éléments sécréteurs. (× 25.)
D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

La différence n'est toutefois pas aussi profonde, qu'on pourrait le croire au premier abord. Au fond, les trois premiers états de la trace foliaire, notamment l'état de divergeant fermé, se retrouvent chez les *Osmundites* et même chez *Osmunda* et *Todea*; mais par suite d'une évolution plus rapide, la trace foliaire présente ces trois états sur une faible longueur, alors qu'elle est encore unie aux deux massifs réparateurs, dont elle est issue. Il en résulte qu'au moment de sa libération définitive, elle a la forme d'un arc déjà différencié, avec pôles, liber antérieur et liber postérieur.

4. Position systématique du *Thamnopteris*.

Faisons maintenant la somme des faits, qu'une brève analyse nous a permis de relever chez *Thamnopteris Schlechtendalii*. L'impression générale, qui s'en dégage, n'est pas douteuse: par ses caractères extérieurs, port et appareil végétatif, comme par ses caractères anatomiques, le *Thamnopteris* rappelle beaucoup les *Osmondacées*.

Il a, il est vrai, des dimensions notablement plus considérables que celles, que l'on trouve chez les membres plus récents de la famille. Il est vrai encore que le *Thamnopteris* offre certains caractères aberrants, à savoir: la présence d'un cylindre ligneux plein à structure hétérogène, au centre du stipe, et la forme massive et condensée des états réduits de la trace foliaire.

Mais ces réserves faites, toutes les autres particularités histologiques, que nous avons rencontrées, sont franchement osmondacéennes.

Il faut noter avant tout la structure de la trace foliaire, qui jusque dans les plus petits détails de son organisation s'affirme comme une trace osmondacéenne, déjà hautement différenciée. Il suffit de rappeler: la présence d'une lame ligneuse avec pôles nombreux sur son bord antérieur, — le liber interne et le liber externe formant une couche continue tout autour de la lame ligneuse, — les tubes criblés disposés sur plusieurs rangs, — les groupes de protophloème, — la présence d'éléments sécréteurs dans le péri-cycle.

La structure du liber et des tissus corticaux à l'intérieur du stipe est de même comparable à celle des Osmondacées actuelles. Les seules différences, que l'on peut relever, par exemple dans la disposition et la nature des tissus sclérifiés, n'ont évidemment pas d'autre valeur que celle de variantes spécifiques ou génériques.

On est donc amplement justifié à classer le *Thamnopteris* dans la famille des Osmondacées.

Thamnopteris n'est d'ailleurs pas un type isolé. Auprès de lui viennent se grouper les genres *Zalesskya*, *Anomorrhæa*, *Bathypteris*, qui n'en diffèrent que par des détails peu importants. L'abondance de ces types dans l'unique localité, où l'on ait eu la bonne fortune de recueillir des végétaux à structure conservée datant du Permien supérieur, permet de supposer que les Osmondacées permienes ont été largement répandues à la surface du globe. La simplicité de leur appareil conducteur, leur aptitude à se diversifier, aptitude qui se révèle dans les comparaisons que l'on peut faire entre les stipes de *Zalesskya* et de *Thamnopteris*, autorisent à regarder ces Fougères anciennes, comme faisant partie d'un groupe souche, d'où ont pu sortir non seulement les Osmondacées récentes, mais peut-être aussi quelques unes des familles voisines. Il ne faut pas oublier en effet que, soit par les caractères de leur trace foliaire, soit par ceux de leur sporange annelé transversalement, les familles des Gleichéniacées, des Hyménophyllacées, semblent n'être pas très éloignées de l'arbre généalogique des Osmondacées. Les Schizæacées avec leur anneau polaire transverse s'en éloignent davantage. La découverte de types fossiles permettra sans doute un jour de préciser les relations de toutes ces familles entre elles.

D'autre part entre le Permien supérieur, et le Jurassique où l'on trouve les premiers *Osmundites*, il s'est écoulé un espace de temps assez considérable, pendant lequel les descendants des Osmondacées permienes ont pu évoluer et se multiplier. Malheureusement les couches triasiques sont parmi celles où les débris végétaux à structure conservée sont très rares. Les seules indications, que l'on possède jusqu'ici sur les Osmondacées de cette période, sont fournies

par des empreintes de feuilles et des fructifications, dont l'interprétation est toujours délicate et sujette à discussion.¹⁾ Malgré cette pénurie de documents, nous pouvons dès maintenant admettre comme très vraisemblable l'existence de Fougères triasiques à caractères intermédiaires entre les Osmondacées permienes et les *Osmundites*.

5. L'évolution du système libéro-ligneux du stipe chez les Osmondacées.

L'un des résultats les plus heureux de la découverte des Osmondacées Permienes, a été de mettre entre nos mains une structure absolument nouvelle, différant profondément de ce que nous étions accoutumés à voir chez les représentants actuels de la famille. Ce type de structure archaïque peut être défini: un cylindre ligneux plein, tapissé de liber, dépourvu de brèches foliaires; les éléments centraux sont à l'état de trachéides courtes réticulées; les éléments périphériques sont à l'état de trachéides allongées à ponctuations multisériées; à la périphérie des cordons de protoxylème représentent le prolongement des cordons descendus des traces foliaires.

Une structure plus primitive encore serait réalisée si l'on avait un cylindre ligneux homogène, c'est-à-dire composé uniquement de trachéides allongées, du type normal. Dans la conception que MM. Gwynne Vaughan et Kidston se font de cette structure ancestrale, le cylindre ligneux posséderait une couronne d'éléments de protoxylème lui appartenant en propre et indépendants de ceux destinés aux traces foliaires.²⁾ C'est là une supposition, qui ne paraît pas confirmée par ce que l'on sait actuellement des Fougères plus anciennes, de l'ordre des Inversicaténales.

L'attribution des *Zalesskya* et *Thamnopteris* aux Osmondacées étant acceptée, la question, la plus importante à résoudre, était de savoir comment s'est opérée l'évolution qui a conduit du cylindre ligneux plein sans brèches foliaires, au réseau tubulaire de cordons réparateurs alternant avec les génératrices foliaires, que nous trouvons chez toutes les Osmondacées récentes.

Là encore, MM. Kidston et Gwynne Vaughan ont apporté tous les éléments de la solution définitive. Ils ont montré de la façon la plus nette et la plus précise, que le centre de la masse ligneuse a suivi en quelque sorte une évolution régressive et s'est transformé en moëlle, tandis que des brèches foliaires s'accusaient de plus en plus à la périphérie.

¹⁾ Il suffira de rappeler ici, que les frondes classées sous le nom de *Cladophlebis* semblent avoir porté des fructifications très diverses.

Voir: A. C. Seward, *Fossil Plants*, Vol. II, p. 343.

²⁾ *Fossil Osmundaceae*, part I, p. 777.

Les étapes principales de cette évolution peuvent être résumées dans le tableau suivant:

1. Cylindre ligneux plein homogène sans brèches foliaires.
2. Cylindre ligneux plein hétérogène, à région centrale constituée par des trachéides courtes réticulées, sans brèches foliaires.
3. Anneau ligneux continu avec moëlle mixte ou moëlle véritable au centre, avec dépressions extérieures (pochettes foliaires) en face des départs foliaires.
4. Anneau ligneux pourvu de brèches et divisé en cordons réparateurs, alternant avec les génératrices foliaires.

L'évolution du système vasculaire s'accomplit essentiellement par des modifications de la région centrale. La présence de trachéides réticulées, courtes, globuleuses, au centre du cylindre ligneux chez *Zalesskya* et *Thamnopteris*, est le premier indice de cette évolution. La disposition de ces éléments en files verticales montre qu'ils sont issus directement des fibres procambiales, qui, avant d'épaissir leurs parois, se sont recloisonnées transversalement. Dans les stades plus avancés de l'évolution, certains éléments issus du recloisonnement des fibres procambiales n'épaissiront plus leurs parois; ils resteront à l'état de parenchyme; nous aurons alors une moëlle mixte, caractérisée par la présence de trachéides réticulées, mélangées aux cellules parenchymateuses. Enfin tous les éléments centraux subissant la même dégradation, nous arriverons à réaliser une véritable moëlle.

D'autres transformations, également importantes, se produisent simultanément à la périphérie du système vasculaire. Le départ de chaque trace foliaire ouvre une incision dans le cylindre ligneux. Ces incisions d'abord peu profondes, représentent la première indication des pochettes foliaires; elles sont dues, semble-t-il, au prolongement vers le bas des tissus, qui remplissent la concavité de la trace foliaire. Elles renfermeront, suivant le niveau où on les coupe, ou bien uniquement du parenchyme d'origine intrastélaire (fibres primitives recloisonnées interposées entre bois et liber), ou bien parenchyme, liber, endoderme et tissu fondamental, ce dernier étant d'origine corticale.

Le tissu, qui remplit les pochettes foliaires, tend à se prolonger d'une part vers le bas, et cette tendance sera d'autant plus accusée que les stades inférieurs de la trace foliaire sont de plus en plus raccourcis, et d'autre part vers l'intérieur, de manière à se mettre en rapport avec la moëlle. Ainsi s'établissent les brèches foliaires ou rayons médullaires.

Les idées, exposées ici, sont une confirmation des vues de M. le Dr. Paul Zenetti, qui dès 1895, en étudiant l'embryogénie

des Osmondacées, était arrivé à la conclusion, que leur système vasculaire était dérivé d'un cylindre ligneux plein tapissé de liber.¹⁾

L'existence de types à caractères intermédiaires, comme l'*Osmundites Dunlopi* et l'*O. Kolbei*, décrits par MM. Kidston et Gwynne Vaughan, démontrent l'exactitude de cette théorie.²⁾ Chez *O. Dunlopi*, comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, les brèches foliaires ne s'ouvrent pas; elles restent à l'état de dépressions plus ou moins profondes, creusées à la surface du cylindre ligneux; il ne s'établit donc pas habituellement de communication entre la moëlle et le tissu cortical. Chez *O. Kolbei* les brèches foliaires sont incomplètes; en outre le tissu central est à l'état de moëlle mixte. Il renferme des trachéides réticulées. Ces deux espèces fossiles représentent donc vraiment des étapes dans l'évolution qui aura pour résultat final l'établissement d'un anneau ligneux discontinu à cordons réparateurs alternant avec les génératrices foliaires.

6. Le problème de la médullation chez les Osmondacées.

Les transformations du système conducteur, décrites ci-dessus, s'expliquent dans une certaine mesure par les avantages qu'elles procurent à la plante. Quand le système vasculaire augmente de diamètre, les éléments ligneux les plus profondément situés, ne jouent qu'un rôle accessoire dans la circulation de l'eau; ils seront plus utiles à la plante, si au lieu d'être conducteurs, ils assument des fonctions nouvelles, comme celle de réservoir d'eau (qui paraît être la fonction des trachéides réticulées) ou celle de tissu accumulateur de matières nutritives.³⁾

Les modifications, subies par les éléments centraux, nous apparaissent donc comme une série de phénomènes naturels, qui sont, sinon la conséquence des besoins nouveaux ressentis par la plante, du moins en harmonie avec ces besoins.⁴⁾

Ces modifications, il importe de le remarquer, ne touchent en rien à la valeur morphologique, que nous pouvons attribuer au bois, au liber, voire au tissu fondamental, en tant que tissus différenciés et spécialisés. Les fibres primitives sont en effet un tissu encore à

¹⁾ Paul Zenetti, Das Leitungssystem im Stamm von *Osmunda regalis* und dessen Übergang in den Blattstiel. Bot. Zeitg., 1895, 1^{re} partie, p. 53.

²⁾ Voir notamment: Fossil Osmundaceæ, part I, p. 774 et ss.; part II, p. 229; part III, p. 663; part IV, p. 466.

³⁾ Fossil Osmundaceæ, part III, p. 663.

⁴⁾ Ceci est la simple constatation des faits; nous laissons de côté bien entendu toute théorie finaliste.

l'état de jeunesse; leur seul caractère, dû à leur nature d'éléments procambiaux, c'est d'être allongées verticalement; mais cela n'implique nullement une différenciation spécifique; elles restent capables de se recloisonner. Normalement les fibres primitives centrales devraient donner des trachéides réticulées; mais si l'intérêt de la plante l'exige, ou plus exactement, si certains facteurs, encore inconnus, influent sur leur développement, elles peuvent ne pas épaissir leurs parois et constituer au centre du stipe un parenchyme médullaire, un tissu fondamental interne, qui pourra posséder toutes les propriétés du tissu fondamental externe.

Les éléments de ce tissu pourront se spécialiser dans des directions variables et donner, suivant les besoins, des cellules scléreuses ou des glandes. Le liber interne et l'endoderme, qui apparaissent au pourtour de la moëlle chez les *Osmundites*, se différencient aux dépens de celle-ci sans qu'il y ait eu nécessairement pour cela contact avec le liber périphérique.

Ces observations montrent que les différents organes du corps de la plante, de même que ceux du corps de l'animal, ont conservé une certaine souplesse (plasticité), une certaine capacité d'adaptation, qui leur permet de satisfaire à des exigences variées et qui est d'ailleurs une condition indispensable de l'évolution. On ne conçoit pas qu'un être vivant ait la faculté d'évoluer, si cette faculté n'est pas conférée à ses organes, à ses tissus eux-mêmes. Mais, de même qu'une famille des plantes évoluera d'autant plus facilement que ses membres seront moins spécialisés, c'est-à-dire seront encore dans un état de jeunesse relative, de même un tissu ne pourra modifier la nature de ses éléments, que si cette modification se produit alors que le tissu est encore jeune, alors que ses éléments n'ont pas encore atteint le terme de leur différenciation définitive: un vaisseau ligneux doit rester vaisseau ligneux jusqu'à sa mort, mais une fibre procambiale a la faculté de se différencier soit en bois, soit en liber, soit en éléments parenchymateux.

La conception de l'origine de la moëlle chez les Osmondacées, telle qu'elle se dégage des faits exposés par MM. Kidston et Gwynne Vaughan, est contraire aux idées défendues par M. E. C. Jeffrey et par ses élèves. A l'exemple de beaucoup d'anatomistes, M. Jeffrey accepte encore comme point de départ une protostèle, c'est-à-dire un cylindre ligneux plein, tapissé de liber sur tout son pourtour; il admet que cette forme de système vasculaire est la plus simple que l'on puisse imaginer et par conséquent la plus primitive. Comment de ce type archaïque peut-on passer au réseau tubulaire des Osmondacées actuelles? „L'hypothèse la plus simple, celle qui est le plus d'accord avec tous les faits, semble être que la monostèle médullée, qui constitue un caractère si frappant des plantes vasculaires

actuelles, est dérivée par réduction d'une siphonostèle ancestrale avec liber interne.¹⁾

En d'autres termes, pour M. Jeffrey, les étapes successives de la médullation auraient été les suivantes:

1. Cylindre ligneux plein, tapissé de liber sur tout son pourtour (protostèle).

2. Par pénétration du tissu cortical à l'intérieur, fragmentation du cylindre central en un certain nombre de massifs élémentaires. — Chaque massif comprend une masse ligneuse, tapissée de liber sur tout son pourtour; le liber est, enveloppé lui-même par un endoderme. Les différents massifs sont distribués sur un cercle. C'est la siphonostèle, ou plus précisément: la siphonostèle amphiphloïque, pour rappeler qu'il y a à fois liber externe et liber interne.

3. Par réduction de la siphonostèle amphiphloïque (lisez: par coalescence des massifs élémentaires), il s'établit une monostèle médullée (lisez: un anneau ligneux discontinu, avec brèches foliaires, avec liber externe, avec liber interne réduit ou nul, avec moëlle au centre).

La théorie de M. Jeffrey ne s'applique d'ailleurs pas aux seules Osmondacées; elle s'étend à tous les végétaux supérieurs: Cryptogames vasculaires ou Phanérogames. Cette théorie, dont la première apparition remonte à 1896—1897, a été développée par son auteur dans plusieurs mémoires.²⁾ Elle fut à plusieurs reprises vivement combattue par les savants anglais. Néanmoins dans un article récent³⁾, M. Jeffrey a maintenu ses affirmations antérieures sur l'évolution du système vasculaire en général et sur la médullation en particulier: „La moëlle des plantes vasculaires, écrit-il, doit dans tous les cas être considérée comme dérivée du tissu cortical, qui a été plus ou moins complètement séquestré à l'intérieur de la stèle.“

Cette assertion est en opposition flagrante avec les faits constatés chez les Osmondacées fossiles; elle est également en désaccord complet avec l'évolution du système vasculaire chez les Lépidodendrées et les Sigillariées. Dans les deux cas, l'anatomie comparée des types fossiles établit clairement que la moëlle a une origine interne, c'est-à-dire s'est différenciée à la place du bois, aux dépens des fibres procambiales.

¹⁾ E. C. Jeffrey, The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Phil. Trans. R. Soc. of London, Ser. B, Vol. 195, 1902, p. 143.

²⁾ E. C. Jeffrey, A theory of the morphology of stelar structures. Proc. of the R. Soc. of Canada, 1896, p. 106 et Report British Assoc. Toronto. 1897.

Idem, Mémoire sur les Equisétacées. Boston Nat. Hist. Memoirs, Vol. 4, No. 5. 1899.

Idem, Morphology of the central cylinder in the Angiosperms. Canadian Institute Trans., Vol. 6. 1900.

³⁾ E. C. Jeffrey, The Pteropsida, Botanical Gazette, Vol. L, 1911, p. 411.

Avec une grande impartialité et un sens critique très profond, M. Bower ¹⁾ a montré ce qu'il y avait d'imprudent dans les affirmations trop dogmatiques de M. Jeffrey et de son école; il s'est efforcé de ramener la discussion sur un terrain véritablement scientifique. Reprenant l'examen des faits, débarrassés de toute interprétation, M. Bower établit d'abord que la moëlle des végétaux supérieurs peut avoir deux origines: soit une origine interne (intrastéliaire), par modification dans la nature des éléments centraux, soit une origine externe (extrastéliaire) par pénétration des tissus corticaux à l'intérieur du tissu conducteur, pénétration qui s'accomplit en général par les brèches foliaires. ²⁾

M. Bower remarque que ces deux processus se rencontrent tous deux chez les Fougères; ainsi, nous aurons des exemples de médullation intrastéliaire chez les Osmondacées (de même que chez les Lépidodendrées); nous trouverons des exemples de médullation extrastéliaire chez les Ophioglossacées, les Fougères leptosporangiates.

Quant aux causes initiales, qui ont pu conduire une plante à suivre l'un ou l'autre des deux processus, M. Bower pense qu'une tige dressée, pourvue de petites feuilles, est la condition favorable à l'établissement d'une moëlle intrastéliaire. Au contraire, une pousse rampante portant de grandes feuilles réalise les conditions les plus favorables à l'établissement d'une moëlle d'origine corticale. Bien entendu, il pourra y avoir des états intermédiaires entre ces deux extrêmes.

Les Osmondacées confirment les vues du savant professeur de Glasgow. Les types anciens de cette famille avaient précisément une tige dressée, ce qui devait avoir pour conséquence une origine intrastéliaire de la moëlle. D'autre part la présence de grandes feuilles a dû provoquer la formation de pochettes et de brèches foliaires; toutefois chez les ancêtres fossiles des Osmondacées, les traces foliaires sont nombreuses; de plus dans le voisinage du système vasculaire central, elles sont peu volumineuses et très condensées, de sorte que les brèches foliaires ne se sont développées que tardivement.

Au total, la moëlle chez les Osmondacées est toute entière d'origine interne. Une intéressante confirmation de ce fait est fournie par l'étude des embryons et des très jeunes plantes des Osmondes actuelles. M. Gwynne Vaughan a montré que les premières traces foliaires s'échappent sans laisser de brèches dans le cylindre ligneux,

¹⁾ F. O. Bower, Medullation in the Pteridophyta. Ann. of Bot., Vol. XXV, No. 99, 1911, p. 555.

²⁾ Y a-t-il pénétration au sens absolu du mot? n'y a-t-il pas plutôt différenciation progressive d'un tissu à la place d'un autre? c'est encore un point, que l'on pourrait discuter.

qui lui-même est plein et homogène: deux caractères, qui rappellent ce que l'on observe chez *Zalesskya* et *Thamnopteris*.¹⁾

La formation des brèches foliaires ou rayons médullaires chez la jeune plante est due, d'après M. Gwynne Vaughan, à l'extension des pochettes foliaires vers le centre; mais il importe de remarquer qu'ici les pochettes foliaires ne sont nullement formées par du tissu cortical, remplissant la concavité de l'arc foliaire; elles sont constituées uniquement par de l'amylome, c'est-à-dire par les éléments parenchymateux constituant la gaine du bois (xylem sheath).

Quant au parenchyme médullaire, qui apparaît au milieu du bois, à mesure que l'on s'élève dans la jeune tige, il est dû à deux phénomènes plus ou moins concomitants: il représente d'une part le prolongement des pochettes foliaires, mais d'autre part et surtout, il dérive des fibres procambiales, occupant le centre de la masse ligneuse. Dans les deux cas, la moëlle a une origine interne.

Ce n'est qu'en considérant a priori la moëlle comme dérivée du tissu cortical, que M. Faull, élève de M. Jeffrey, arrive à une interprétation diamétralement opposée aux observations de M. Gwynne Vaughan.²⁾ L'adoption préalable de la théorie de M. Jeffrey a conduit également M. E. W. Sinnott à une erreur, qu'il est nécessaire de signaler. Cet auteur a fait des recherches minutieuses sur les principales espèces d'Osmondacées actuelles.³⁾ Il a constaté, que tout départ foliaire provoquait la formation d'une brèche dans la couronne ligneuse du stipe; ce résultat s'applique aux plantes adultes et aux très jeunes plantes. Toutefois dans beaucoup de cas, la brèche ne s'ouvre pas exactement en face de la trace foliaire sortante, mais seulement un peu plus haut; souvent aussi, la brèche est fort étroite, réduite à une seule file de cellules parenchymateuses. Dans ces conditions les brèches foliaires peuvent facilement passer inaperçues. M. Sinnott conclut que la présence de brèches foliaires est générale chez les Osmondacées actuelles et fossiles; il estime que c'est là un caractère primitif de cette famille. On voit que M. Sinnott interprète les éléments parenchymateux, qui remplissent les brèches foliaires étroites comme du tissu fondamental externe. Mais il suffit de jeter un coup d'œil sur les excellentes figures, qu'il a publiées, pour se convaincre que les éléments en question représentent en réalité des fibres primitives recloisonnées transversalement. Il sont comparables aux éléments de l'amylome

¹⁾ D. T. Gwynne Vaughan, Some remarks on the anatomy of the Osmundaceae. Ann. of Bot., Vol. XXV, No. 99, 1911, p. 525.

²⁾ Faull, The stele of *Osmunda Cinnamomea*. Trans. Canad. Institute, Vol. VIII, 1909, p. 515.

³⁾ E. W. Sinnott, Foliar gaps in the Osmundaceae. Ann. of Bot., Vol. XXIV, No. 93, Janv. 1910, p. 107.

(xylem sheath) et font incontestablement partie du système vasculaire. Les observations de M. Sinnott sur les Osmondacées actuelles confirment donc celles de M. Gwynne Vaughan. Il est regrettable, que des idées préconçues le conduisent à donner une mauvaise interprétation de ses résultats.

Nous croyons inutile d'insister davantage sur ce sujet. La question de la médullation chez les Osmondacées paraît définitivement résolue par les observations si précises et si loyales des savants anglais.¹⁾

7. Evolution de la trace foliaire chez les Osmondacées. — Signification phylogénique des états successifs de la trace foliaire sortante.

Nous avons vu que la trace foliaire du *Thamnopteris* offre déjà un degré de différenciation équivalent à celui des Osmondacées actuelles.²⁾ Mais avant d'atteindre son plein épanouissement, elle passe par une série de formes particulières, qui se maintiennent jusqu'à un niveau assez élevé. Ces formes réduites, caractérisées par la présence d'une certaine quantité de bois primaire centripète, ne se retrouvent plus chez les Osmondacées actuelles ou du moins elles sont franchies très rapidement sur une faible longueur, de sorte que la trace foliaire affecte dès sa libération la forme d'un arc à concavité antérieure.³⁾

Chez les *Zalesskya*, la trace foliaire est émise sous la forme d'un divergeant fermé, mais celui-ci s'ouvre bientôt sur son bord interne.

¹⁾ Les idées de M. Jeffrey ne seraient exactes que sur un point très restreint, relatif au liber interne des Osmondacées. L'étude du stipe des Osmondacées actuelles, faite par Zenetti, par M. A. C. Seward et M^{lle} O. Ford, tend à prouver, que ce liber existe en puissance, sinon en fait, sur le bord interne de l'anneau vasculaire, représenté seulement par une mince couche d'amylome et par l'endoderme interne. D'autre part certaines Osmondacées fossiles ont eu un liber interne bien développé. Ex.: *O. Skidegatensis*. En ce qui concerne le liber interne du stipe, l'évolution des Osmondacées aurait donc été d'abord progressive, du Permien au Jurassique par exemple, puis régressive du Jurassique à l'époque actuelle. Dans la première période, le liber interne se serait différencié aux dépens de la périphérie de la moëlle, ainsi que l'endoderme interne. Dans la seconde période, il aurait cessé de se différencier.

A. C. Seward and O. Ford, The anatomy of *Todea* with notes on the geological history and affinities of the Osmundaceæ. Trans. Linn. Soc., Vol. VI, part V. 1903.

²⁾ Rappelons que le meilleur argument, que nous possédions actuellement pour réunir *Thamnopteris*, *Zalesskya*, etc. aux Osmondacées réside précisément dans la structure de la trace foliaire.

³⁾ Cependant chez de jeunes plantes d'*Osmunda regalis*, M. Gwynne Vaughan a constaté que certaines traces foliaires étaient émises à l'état de divergeant fermé.

D. T. Gwynne Vaughan, On the anatomy of the Osmundaceæ. Ann. of Bot., Vol. XXV, No. 99, 1911, p. 529.

Chez *Thamnopteris Schlechtendalii*, l'état de divergeant fermé subsiste sur une longueur plus grande; il est suivi vers le haut par un état annulaire, qui subsiste aussi un certain temps, avant de se transformer en un petit arc à concavité antérieure (voir fig. 8 et plus loin fig. 44, p. 266). On est amené à se demander, si chez des types plus anciens que *Thamnopteris* et *Zalesskya*, les mêmes états de la trace foliaire: masse de bois pleine à pôle central, anneau ligneux rempli par du parenchyme, petit arc à concavité antérieure, ne pourraient pas se prolonger sur toute la longueur du pétiole primaire au lieu d'être limités à sa région basilaire.

Les réduites de la trace foliaire à l'intérieur du stipe représenteraient donc une répétition de formes adultes ancestrales. On arrive à la même idée par les considérations suivantes: d'un côté chez les ancêtres des Osmondacées permienes, la trace foliaire doit avoir eu une structure plus simple, par conséquent plus condensée, que celle que nous trouvons chez *Thamnopteris*; d'un autre côté, les états successifs de la trace foliaire, que nous observons chez *Thamnopteris* sont précisément des formes simplifiées et condensées, par lesquelles la trace foliaire est obligée de passer avant de se réunir au système vasculaire du stipe.¹⁾

Ces observations permettent de supposer que les Osmondacées permienes sont dérivées elles-mêmes de Fougères, chez lesquelles le système vasculaire du stipe aurait été constitué par un cylindre ligneux plein homogène, et la trace foliaire par une masse ligneuse pleine à pôle central ou par une masse ligneuse annulaire. En développant les conséquences de cette hypothèse, on est conduit à chercher les formes ancestrales des Osmondacées permienes au voisinage des Zygoptéridées et des Botryoptéridées.²⁾

¹⁾ Kidston et Gwynne Vaughan, On the origin of the adaxially curved leaf trace in the Filicales. Proc. of the R. Soc. of Edinburgh, Vol. XXVIII, part VI, 1908, p. 433.

Nous appliquerons les mêmes idées relatives à la signification phylogénique des états successifs de la trace foliaire en étudiant les Zygoptéridées.

²⁾ Kidston et Gwynne Vaughan, Fossil Osmundaceae, part I, p. 777; part II, p. 230; etc.

Chapitre III.

L'ordre des Inversicaténales : la fronde.

Sommaire.

1. Caractéristiques de la trace foliaire chez les Inversicaténales.
 2. Le type inversicaténal à deux plans de symétrie : la trace foliaire zygoptéridienne.
 3. Evolution des Zygoptéridées par rameaux parallèles.
 4. Les principales variantes de la trace foliaire zygoptéridienne.
 5. La forme la plus simple de la trace zygoptéridienne.
 6. Le type inversicaténal à un seul plan de symétrie : la trace foliaire botryoptéridienne.
 7. Origine des traces zygoptéridienne et botryoptéridienne.
-

1. Caractéristiques de la trace foliaire chez les Inversicaténales.

Avec les Inversicaténales nous abordons un ensemble de plantes à caractères très originaux, dont l'évolution extrêmement rapide s'est accomplie entre le Dévonien supérieur et le Permien. Elles atteignent leur apogée dans le Culm supérieur; à partir du Westphalien inférieur, elles cessent de produire des formes vraiment nouvelles, puis elles entrent en décroissance et s'éteignent sans laisser de descendants. A l'exemple de beaucoup d'autres groupes disparus, les Inversicaténales offrent aux paléobotanistes une série de particularités énigmatiques, qu'il leur est impossible d'expliquer avec les seules ressources de la nature actuelle, puisque nous n'y trouvons plus rien de comparable. Ces types anciens doivent être étudiés pour eux-mêmes et expliqués par eux-mêmes; c'est la seule façon de résoudre les difficiles problèmes, que leur étude nous réserve.

Les Inversicaténales rentrent d'une façon incontestable dans la classe des Filicales; cela est établi par les recherches détaillées que l'on a faites, tant sur leur appareil végétatif, que sur leur appareil fructifère. Néanmoins, nous devons reconnaître qu'elles se sont différenciées dans une direction bien spéciale. Elles s'écartent de toutes les autres Fougères, par la structure singulière et par le mode de ramification de leurs frondes. Leurs stipes sont moins singuliers; à l'exception des formes les plus anciennes, que nous examinerons au chapitre V, ils se laissent comparer à ceux des Osmondacées anciennes ou à ceux d'autres Fougères.

Au cours de notre revue des Osmondacées fossiles, nous avons pu apprécier l'importance, qu'il convenait d'attacher à la trace foliaire, au point de vue de la classification et de la détermination des affinités. La présence d'une trace foliaire en fer à cheval chez le *Thamnopteris*

a été la raison décisive, qui a permis de rattacher ce type ancien aux Osmondacées; la structure du stipe était trop éloignée de celle des espèces récentes, pour autoriser à elle seule un pareil rapprochement.

L'importance de la trace foliaire est peut-être encore plus considérable, quand il s'agit des Inversicaténales. C'est en effet l'anatomie comparée de la fronde, qui a permis de définir pour la première fois avec précision les nombreux genres de la famille des Zygoptéridées et d'indiquer leurs affinités réciproques. Il en est de même pour la famille voisine des Botryoptéridées.

Un coup d'œil d'ensemble sur l'ordre des Inversicaténales doit nécessairement débiter par une étude de la trace foliaire. L'étude du stipe viendra plus tard. Elle donne lieu également à des observations fort intéressantes, mais difficiles à interpréter convenablement.

L'une des caractéristiques essentielles de la trace foliaire chez les Inversicaténales, est la présence de régions spécialement différenciées en vue de l'émission des arcs sortants destinés aux pétioles latéraux¹⁾, c'est-à-dire en vue de la ramification. Primitivement, la trace foliaire des Inversicaténales est constituée par une masse ligneuse très ramassée, à contour plus ou moins ovale, entourée de liber. Ce sont les extrémités de la masse ligneuse, qui donnent naissance aux arcs sortants; elles sont d'abord faiblement renflées; chez les types plus différenciés, elles acquièrent un développement considérable et deviennent très apparentes. Les formes, qu'elles revêtent, fournissent d'excellents caractères génériques et spécifiques.

Il était de toute nécessité de désigner ces régions par un nom spécial. Nous avons proposé le nom de pièces réceptrices ou de pièces réparatrices, qui rappelle la fonction qu'elles remplissent et qui se traduit assez bien en allemand par l'expression: Ersatzstücke. L'expression anglaise: side-pieces, n'est malheureusement pas aussi significative.

On appréciera toute la valeur de ce caractère en comparant une trace foliaire d'*Anachoropteris* ou d'*Etapteris* à celle de *Thamnopteris* ou d'*Osmunda*. Chez les Osmondacées et les autres Fougères, les régions réceptrices ou marges n'offrent jamais un contraste si frappant par rapport au reste de la trace foliaire; elles se fondent dans la courbe générale de l'arc vasculaire, qui reste sensiblement homogène sur toute son étendue.

Une autre caractéristique de la trace foliaire des Inversicaténales réside dans la position des pôles. D'une manière générale, les pôles occupent toujours une situation contraire à celle que l'on observe chez les

¹⁾ M. Tansley a parfaitement défini le rôle des pièces réceptrices (side-pieces) dans ses „Lectures on the evolution of the filicinean vascular system“. New Phytologist, p. 66. 1907.

Fougères actuelles. Par exemple, si la trace foliaire est simplement arquée, les pôles seront situés régulièrement sur le bord convexe chez les Inversicaténales; ils occupent toujours le bord concave chez les autres Fougères.

Prenons encore le type de trace foliaire, dit en X, ou en quadruple. S'agit-il d'une Fougère actuelle *Polypodium heracleum*, *P. lapathifolium*, *Asplenium nidus avis*, *Scolopendrium*, etc., les pôles seront tournés vers le haut et le bas du pétiole, vers le plan de symétrie principal (fig. 10). S'agit-il au contraire d'une Zygoptéridée? les pôles seront tournés vers les flancs du pétiole, ou vers un plan de symétrie accessoire, que nous appellerons plan de symétrie droite-gauche (fig. 11).

Chez les Zygoptéridées et les Botryoptéridées, la position des

pôles dans le pétiole primaire est donc toujours inverse de ce qu'elle est chez toutes les autres Fougères. La généralité de ce caractère dans les deux familles justifie l'appellation d'Inversicaténales.¹⁾

Il faut s'adresser aux pétioles secondaires des Zygoptéridées pour trouver une forme de trace foliaire à courbure directe, avec pôles distribués sur le bord concave, rappelant par là dans une certaine mesure la trace foliaire des Fougères actuelles.

Les Inversicaténales nous offrent deux types de trace foliaire:

- { un type avec deux plans de symétrie rectangulaires,
- { un type avec un seul plan de symétrie.

Chez le premier, il y aura quatre pièces réceptrices et généralement quatre files d'appendices.

Chez le second, il y aura deux pièces réceptrices et deux files d'appendices seulement.

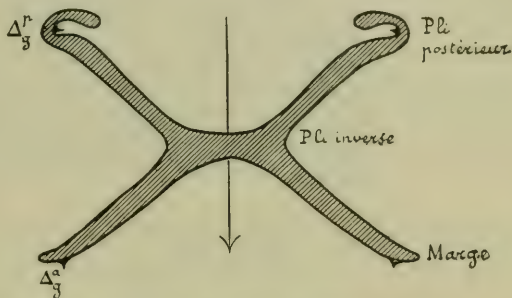


Fig. 10. *Asplenium laserpitifolium*. — Schéma d'une trace foliaire en X, montrant que les pôles sont tournés vers l'axe de symétrie principal. Δ_3^p , Δ_3^g , pôles ligneux.

¹⁾ Cette expression nous paraît préférable à celle de Cœnoptéridées (Fougères généralisées), proposée par M. Seward. Il est certain en effet que la plupart des Botryoptéridées et des Zygoptéridées sont des types trop spécialisés pour mériter le qualificatif de Fougères généralisées; nous avons dit que ces familles ont disparu sans laisser de descendants. L'appellation de Cœnoptéridée ne pourrait guère convenir qu'au *Clepsydropsis antiqua* ou au *Botryopteris antiqua*.

A. C. Seward, Fossil Plants, Vol. II, Cambridge 1910, p. 432.

Le premier type est réalisé dans les pétioles primaires de la famille des Zygoptéridées; le second type est réalisé dans les pétioles de la famille des Botryoptéridées.

Les frondes d'Inversicaténales ne sont connues en empreintes que d'après un petit nombre d'exemplaires. Elles sont souvent bipinnées ou tripinnatifides; les échantillons à structure conservée indiquent parfois un degré de division plus élevé. Les frondes sont en général dépourvues de limbe; elles sont couvertes d'expansions pluricellulaires, de poils cloisonnés, peut-être même d'épines. Chez certaines espèces les frondes stériles possèdent un limbe faiblement développé (*Schizopteris pinnata* = *Etapteris Lacattei*, *Corynepteris*, *Botryopteris*), qui se réduit ou devient très lacinié sur les frondes fertiles. Le dimorphisme de la fronde paraît toutefois peu accentué.

2. Le type inversicaténal à deux plans de symétrie: la trace foliaire zygoptéridienne.

Le type moyen de la famille des Zygoptéridées est représenté par le *Diplolabis Römeri* du Culm d'Esnost, (près d'Autun), de Pettycur (Ecosse), de Falkenberg (Silésie).¹⁾

La Fronde du *Diplolabis Römeri*. — La fronde du *Diplolabis* était au moins bipinnée. Le pétiole primaire, les pétioles secondaires et tertiaires ont une forme cylindrique, qui ne laisse présager l'existence d'aucune espèce de limbe; les ramifications les plus élevées de la fronde ne sont, pourtant pas connues avec certitude. Le pétiole primaire a toutes les apparences d'un axe, qui porterait deux files de ramifications dichotomes en disposition distique. Il possède en effet deux plans de symétrie, un plan de symétrie principal, passant par l'axe du stipe, et un plan de symétrie accessoire ou plan de symétrie droite-gauche. Il porte quatre files de pétioles secondaires; mais ceux-ci sont groupés par paires. Il y a alternativement insertion d'une paire de pétioles à droite, puis à gauche. Les deux pétioles secondaires d'une même paire sont coalescents à leur base; l'anatomie comparée montre qu'ils résultent de la dichotomie d'un même appendice. Ils sont accompagnés de deux *aphlebia*, c'est-à-dire de deux ramifications hâtives, insérées latéralement, à leur point d'insertion sur le pétiole primaire (fig. 12).

¹⁾ H. zu Solms-Laubach, Über die in den Kalksteinen des Kulm von Glätzisch-Falkenberg in Schlesien erhaltenen strukturbietenden Pflanzenreste. Bot. Zeitg., Vol. 50, 1892, Pl. II, fig. 11 et 13.

B. Renault, Flore fossile du Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinaç Fascic. IV, 1896, pp. 14, 17, fig. 6 à 14.

W. T. Gordon, On the structure and affinities of *Diplolabis Römeri*. Trans. of the R. Soc. Edinburgh, Vol. 47, part IV, 1911, p. 711.

P. Bertrand, Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, Lille 1909, p. 132.

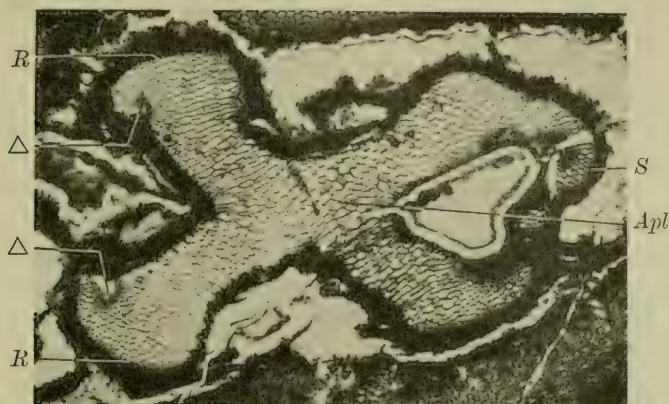


Fig. 11. *Diplolabis Römeri* de Solms. — Trace foliaire d'un pétiole primaire. *R*, renflements récepteurs; *Ant.*, antennes; *Apl*, lame ligneuse centrale; Δ , pôles fondamentaux; *S*, double pièce sortante. ($\times 11$)
D'après B. Renault.

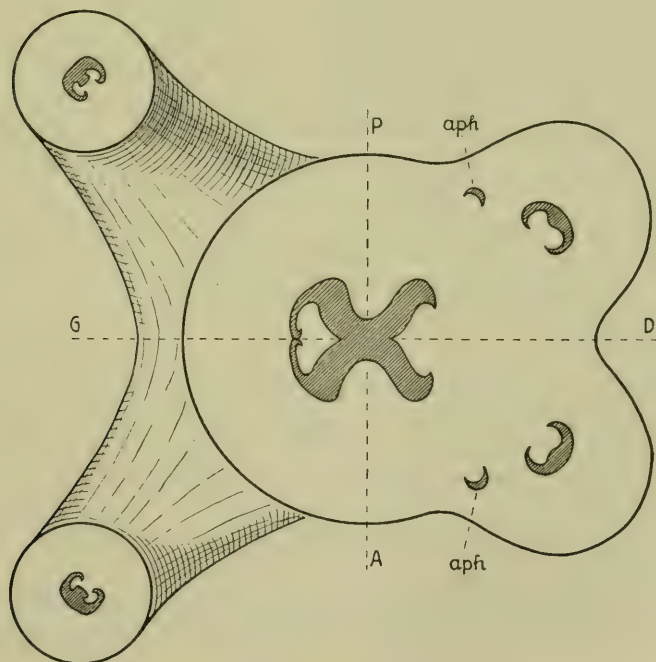


Fig. 12. *Diplolabis Römeri* de Solms. — Dessin schématique montrant la ramification du pétiole primaire. *A-P*, plan de symétrie principal; *G-D*, plan de symétrie droite-gauche; *aph*, aphlebia.
D'après les figures publiées par M. Gordon.

La structure interne du pétiole primaire reflète naturellement les caractères morphologiques, que nous venons de signaler. La trace foliaire a la forme d'un X; elle comprend une lame ligneuse horizontale (apolaire médiane, central bar, Mittelplatte), assez courte chez *Diplolabis*, et 4 bras égaux inclinés à 45° environ sur la lame centrale (fig. 11).

Les quatre bras sont précisément les quatre pièces réceptrices (side-pieces, Ersatzstücke). Leur rôle est de fournir les arcs vasculaires, qui alimentent les pétioles secondaires; encore faut-il observer, qu'ils n'exercent pas cette fonction sur toute leur étendue. On peut distinguer dans chaque pièce réceptrice: une région réparatrice, proprement dite, cette région renflée sera le renflement récepteur, et une région connectrice, qui sert simplement à unir le renflement récepteur à la lame ligneuse centrale, ce sera l'antenne.¹⁾ Tous ces termes ont évidemment leur utilité, quand il s'agit de faire l'anatomie comparée de la fronde dans toute la famille. Je les rappelle ici, pour bien montrer le degré de différenciation, atteint par toutes les parties de la trace foliaire.

Chaque renflement récepteur est pourvu d'un groupe de protoxylème ou pôle fondamental, qui occupe une légère dépression ou sinus; les pôles sont tournés vers l'axe de symétrie droite-gauche (Λ, fig. 11).

La masse ligneuse est tapissée de liber; il y a une rangée de gros tubes criblés sur la face antérieure et sur la face postérieure de la lame ligneuse centrale. Les tissus corticaux comprennent un parenchyme fondamental à parois minces avec glandes à gomme et une gaine mécanique sclérifiée épaisse. A l'extérieur de la gaine mécanique, il y avait probablement un tissu assimilateur destiné à compenser l'absence de limbe; enfin le pétiole était revêtu d'émergences pluricellulaires. Les tissus corticaux offrent presque toujours les mêmes caractères chez les Zygotéridées.

Ramification du pétiole primaire de *Diplolabis*. — La ramification du pétiole primaire est facile à suivre sur les figures 11 et 12. Les deux renflements récepteurs d'un même côté donnent simultanément chacun un arc sortant; les deux arcs se soudent sur l'axe de symétrie droite-gauche; il se constitue ainsi, sur le côté de la trace foliaire, une boucle ligneuse (= boucle périphérique, peripheral loop), à contour triangulaire, remplie par un tissu parenchymateux.

Plus haut, les deux arcs sortants se détachent d'abord des renflements récepteurs, puis se séparent l'un de l'autre. Chacun d'eux émet

¹⁾ M. Gordon a proposé récemment des expressions anglaises équivalentes pour ces deux termes: dilatation = renflement récepteur; arm = antenne.

W. T. Gordon, On the structure and affinities of *Metaclepsydropsis duplex*. Trans. of the R. Soc. of Edinburgh, Vol. 48, part I, 1911, p. 185, fig. 4 du texte.

latéralement un petit arc, destiné à une aplebia. Chaque arc sortant pénètre finalement dans un pétiole secondaire, il prend une forme en C, encore plus courbée, terminée par deux crochets; il est pourvu de 4 pôles, situés à l'intérieur de sa concavité, 2 pôles sont situés au voisinage de la ligne médiane, les 2 autres dans les crochets (fig. 13 et 14).

L'étude du pétiole primaire du *Clepsydropsis antiqua* montre, que chez ce type primitif, il y a émission d'une seule masse sortante à droite et d'une seule à gauche, l'orientation des pièces latérales restant la même. La présence de 4 files d'appendices chez *Diplolabis* s'explique donc très simplement par une dichotomie hâtive des pétioles secondaires.

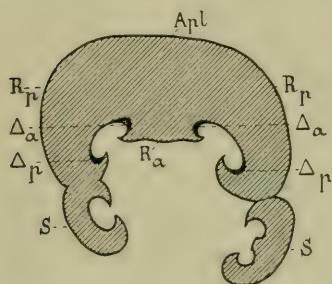


Fig. 13. *Diplolabis Römeri* de Solms. — Masse ligneuse d'un pétiole secondaire. Dessin schématisant la réduction de la face antérieure. Apl, lame ligneuse centrale; R_p , R_p , renflements récepteurs postérieurs; R_a , renflements récepteurs antérieurs rudimentaires; Δ_a , Δ_a , pôles fondamentaux antérieurs; Δ_p , Δ_p , pôles fondamentaux postérieurs; S, S, arcs sortants destinés aux pétioles tertiaires.



Fig. 14. *Diplolabis Römeri* de Solms. — Section transversale de la masse ligneuse d'un pétiole secondaire. Δ_p , pôle fondamental postérieur; Δ_a , pôle fondamental antérieur; S, arcs sortants destinés aux pétioles tertiaires. (X 26.)

D'après une préparation de Renault.

On remarquera, que les arcs sortants, destinés aux pétioles secondaires, ont leur concavité tournée vers le pétiole primaire; ils n'ont qu'un seul plan de symétrie, qui passe par l'axe du pétiole primaire et non pas par le stipe (fig. 12).

Cette orientation singulière des pétioles secondaires constitue l'un des traits les plus originaux de la fronde des Zygoptéridées. Une autre originalité réside dans la structure même des pétioles secondaires, qui paraît au premier abord complètement différente de celle des pétioles primaires. Pourtant chez toutes les Zygoptéridées, ces deux structures peuvent se ramener l'une à l'autre. Il suffit d'énoncer les règles suivantes, que nous appellerons règles de l'édification rectangulaire par opposition aux règles de l'édification parallèle, qui s'appliquent aux pétioles de toutes les autres Fougères (voir p. 195).

Règles de l'édification rectangulaire. — 1^o Chez les Zygoptéridées, l'arc vasculaire des pétioles secondaires n'a plus qu'un seul plan de symétrie; ce plan est sensiblement perpendiculaire au plan de symétrie principal du pétiole primaire.

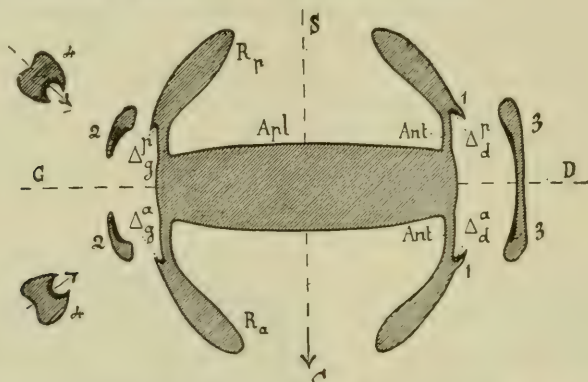


Fig. 15. *Etapteris Lacattei* B. Renault. — Masse ligneuse d'un pétiole primaire, accompagnée d'arcs sortants. *SC*, plan de symétrie principal; *GD*, plan de symétrie droite-gauche; *Apl*, lame ligneuse centrale; *Ant*, antennes; *R_p*, renflement récepteur postérieur; *R_a*, renflement récepteur antérieur; Δ_d^p , Δ_g^p , pôles fondamentaux postérieurs; Δ_d^a , Δ_g^a , pôles fondamentaux antérieurs; 1, 2, 3, 4, états successifs des arcs sortants destinés aux pétioles secondaires.

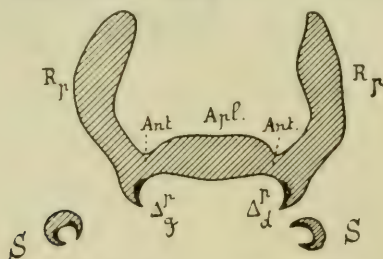


Fig. 16. *Etapteris Lacattei* B. Renault. — Masse ligneuse d'un pétiole secondaire. *Apl*, lame ligneuse centrale; *R_p*, *R_p*, renflements récepteurs postérieurs; Δ_g^p , Δ_d^p , pôles fondamentaux postérieurs; *Ant*, antennes; *S*, arcs sortants.

La comparaison des fig. 15 et 16 montre que sur les pétioles secondaires, la face antérieure de la trace foliaire a subi une réduction considérable.

2^o L'arc vasculaire des pétioles secondaires est une réduite de la trace foliaire normale. La réduction porte principalement sur la face antérieure. Il y a réduction ou suppression complète des deux bras antérieurs; les deux bras postérieurs sont rabattus plus ou moins vers l'avant.¹⁾

¹⁾ M. A. G. Tansley est le premier auteur, qui ait indiqué, à propos de *Tubicaulis*, la possibilité de la suppression du plan de symétrie accessoire, par réduction des deux pièces réceptrices antérieures ou des deux pièces réceptrices postérieures. Malheureusement, il n'a pas précisé sa pensée et les pétioles secondaires des Zygoptéridées sont restés complètement en dehors de son étude. — A. G. Tansley, loc. cit. p. 53.

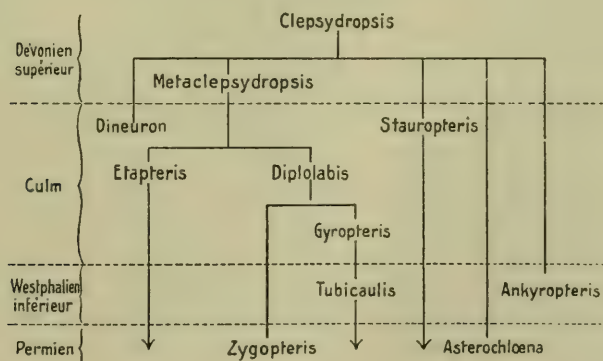
Le genre *Etapteris*, qui renferme les espèces les plus différenciées de toute la famille des Zygoptéridées, nous fournit une démonstration frappante de cette seconde règle. Nous représentons ici côte à côte la trace foliaire d'un pétiole primaire d'*Etapteris Lacattei* et celle d'un pétiole secondaire (fig. 15 et 16). La seconde dérive manifestement de la première par suppression des deux bras antérieurs. Il y a encore une lame ligneuse centrale (Apl.), mais il n'y a plus que deux bras verticaux (R_p) et deux pôles fondamentaux (Δ). La trace toute entière n'a plus qu'un seul plan de symétrie. Elle offre en outre une ressemblance remarquable avec la trace foliaire des pétioles primaires du genre *Anachoropteris*, qui appartient à la famille voisine des Botryoptéridées.

3. Evolution des Zygoptéridées par rameaux parallèles.

La famille des Zygoptéridées est essentiellement polyphylétique; c'est la première famille de végétaux paléozoïques pour laquelle il ait été possible de dresser un tableau d'évolution par rameaux parallèles. Ce résultat représente un progrès si important pour l'étude des plantes anciennes, que nous pensons devoir nous y arrêter quelque peu.

En tenant compte seulement des variations de la trace foliaire j'ai été conduit à proposer en 1909 un tableau approximatif des principales séries de la famille des Zygoptéridées¹⁾ (tableau I).

Tableau I.



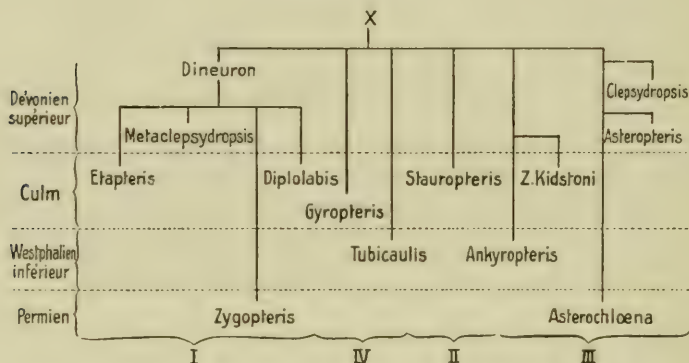
¹⁾ En tête de ce tableau, j'ai inscrit le genre *Clepsydropsis*, que je persiste à considérer comme voisin de la souche de toutes les Zygoptéridées, et non pas le genre hypothétique: *Eoclepsydropsis*, comme l'a cru à tort M. Gordon.

Cf. Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, p. 225 et ss.

W. T. Gordon, Structure and affinities of *Diplolabis Römeri*, loc. cit. p. 731.

En tenant compte des plus récentes découvertes, le tableau I, doit être modifié et remplacé par le tableau II, qui paraît représenter plus exactement l'état actuel de nos connaissances sur la famille. Ce second tableau diffère essentiellement du premier, par ce que le genre *Clepsydropsis*, au lieu d'être placé en tête, est mis en descendance latérale et parce que le nombre des séries parallèles est plus considérable. Il est sans doute encore tout provisoire, mais il suffira de le compléter à mesure que se produiront de nouvelles découvertes.

Tableau II.



L'agencement de la partie gauche (groupe I) du tableau II a été modifié d'après les idées et les travaux de M. Gordon. M. Gordon¹⁾ a constaté que la trace foliaire du *Metaclepsydropsis duplex*, rentrant dans le stipe, passait par un état à peu près identique à la trace foliaire de *Dineuron* dans le pétiole primaire; ceci autorise à supposer que le genre *Metaclepsydropsis* est dérivé du genre *Dineuron*; il faut remarquer cependant, que ce dernier n'est pas encore connu dans le Dévonien. A certains égards, *Dineuron* paraît être un type régressif plutôt que primitif et il serait peut-être plus sage de le placer également en descendance latérale, comme dans le tableau I.

L'agencement de toute la partie droite (groupe III) du tableau II a été modifié conformément aux résultats fournis par l'étude du stipe, en supposant que la théorie de la protostèle, dont nous parlerons plus loin, soit exacte. Enfin, il est clair que dans le tableau II, X représente non pas une plante, mais tout un groupe de plantes à caractères primitifs.

L'établissement d'un tableau de descendance recontre d'autant plus de difficultés avec les végétaux fossiles, que les documents, dont

¹⁾ W. T. Gordon, Structure and affinities of *Metaclepsydropsis duplex*, loc. cit. pp. 171, 181, 187, Pl. II, fig. 22—24, Pl. III, fig. 29.

nous disposons, ne sont pas très abondants. Il est rarement possible d'affirmer que deux genres sont dérivés l'un de l'autre; ils peuvent être considérés comme des rameaux latéraux, issus d'une branche commune hypothétique, ou bien ils peuvent appartenir en réalité à deux séries parallèles. Ce n'est qu'à l'intérieur de quelques genres, comme le genre *Etapteris*, que l'on peut espérer arriver à relier exactement toutes les espèces entre elles. Enfin comme toutes les familles polyphylétiques, les Zygoptéridées donnent lieu à des phénomènes d'homeomorphie, plus ou moins accusés; citons seulement la ressemblance, qui existe entre la trace foliaire du *Diplolabis* et celle du *Stauropteris*, entre celle d'*Etapteris diupsilon* et celle de certains *Ankyropteris*; nous avons signalé plus haut la ressemblance qui existe entre les pétioles secondaires d'*Etapteris* et les pétioles primaires d'*Anachoropteris*.

Ces remarques expliquent les variantes d'appréciation que l'on rencontre d'un auteur à l'autre. Mais nous ne pouvons nous dispenser de faire ici une constatation importante:

1° Tous les genres de Zygoptéridées, que j'avais distingués en me basant sur la structure de la trace foliaire ont été conservés par les auteurs, qui se sont occupés des mêmes plantes.¹⁾

2° Les rapprochements, que j'avais signalés, toujours d'après la structure de la trace foliaire, ont été admis dans les grandes lignes par les auteurs anglais.²⁾

Cet accord unanime entre des auteurs, qui ont abordé une question sous des points de vue, certainement très différents, mérite d'être noté. Mieux qu'une longue discussion, il démontre la part prépondérante, qu'il convient d'attribuer à la fronde et à la trace foliaire dans l'étude des Fougères.

4. Les principales variantes de la trace foliaire zygoptéridienne.

Le tableau II met en évidence à l'intérieur de la famille des Zygoptéridées, l'existence de 4 groupes, I, II, III et IV, qui se distinguent les uns des autres par la structure de la trace foliaire. Le premier groupe est le plus important; il renferme les cinq genres: *Dineuron*, *Metaclepsydropsis*, *Etapteris*, *Diplolabis* et *Zygopteris*. Nous avons décrit plus haut la trace foliaire du *Diplolabis Römeri*, qui peut être considérée comme la forme la plus générale de la trace foliaire zygoptéridienne. Elle est caractérisée par la présence de 4 pôles

¹⁾ Parmi ces auteurs, nous citerons: M. le Dr. D. H. Scott, MM. Kidston et Gwynne Vaughan, W. T. Gordon, A. C. Seward.

²⁾ Voir par exemple: Kidston et Gwynne Vaughan, *Fossil Osmundaceae*, part IV, p. 471.

extérieurs au bois, placés devant 4 renflements récepteurs. Nous avons vu, qu'il ne se forme que temporairement des boucles ligneuses aux extrémités de la trace foliaire; ces boucles se produisent au moment de l'émission des arcs sortants.

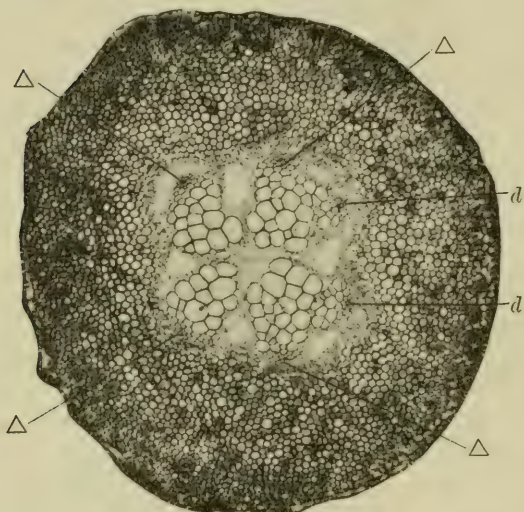


Fig. 17. *Stauropteris oldhamia* Binney. — Section transversale d'un pétiole. Δ , Δ , les quatre pôles fondamentaux; d, d, pôles sortants.

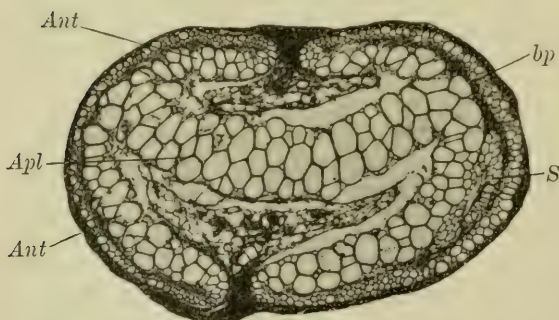


Fig. 18. *Ankyropteris westphaliensis* P. Bertrand. — Section transversale d'un pétiole primaire. Ant, antennes (bras); Apl, lame ligneuse centrale; bp, boucle périphérique; S, sortie en préparation.

pôles fondamentaux, deux à l'intérieur de chaque boucle. Par suite d'une légère inégalité des deux faces de la trace foliaire, il y a suppression du plan de symétrie accessoire. En même temps, les quatre files de pétioles secondaires se réduisent à deux.

Aux trois autres groupes correspondent trois variantes importantes de la trace zygoptéridienne, que nous allons examiner rapidement.

La trace foliaire des *Stauropteris*, type du second groupe, comprend 4 massifs ligneux, commandés chacun par un pôle intérieur au bois (fig. 17). Ces 4 massifs sont homologues des 4 bras du *Diplolabis*.¹⁾

La trace foliaire des *Ankyropteris* (fig. 18), type du troisième groupe, comprend comme celle du *Diplolabis* une lame ligneuse centrale et quatre bras; mais les deux renflements récepteurs d'un même côté sont unis par une lame ligneuse étroite, composée de petits éléments (filament). Il y a donc deux boucles ligneuses périphériques; il y a encore quatre

¹⁾ Cf. P. Bertrand, Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, p. 153 et ss.

Les genres *Gyropteris* et *Tubicaulis* (groupe IV) nous offrent une troisième variante de la trace foliaire zygoptéridienne. Leurs pétioles primaires sont caractérisés par la perte du plan de symétrie accessoire et par la réduction ou la suppression complète des pièces réceptrices antérieures¹⁾; à cet égard ils rappellent les pétioles secondaires des autres Zygoptéridées; mais la trace foliaire tend à prendre une courbure inverse. La trace foliaire du *Gyropteris* offre plusieurs caractères communs avec celle du *Diplolabis*. Elle en diffère par le très grand allongement de l'apolaire médiane et parce que les pièces réceptrices antérieures sont rudimentaires (fig. 19 et 20).



Fig. 19. *Gyropteris sinuosa* Gœppert. — Trace foliaire d'un pétiole primaire. *Apl*, lame ligneuse centrale; *R_p*, renflement récepteur postérieur; *R_a*, renflement récepteur antérieur rudimentaire; *S*, arc sortant destiné à un pétiole secondaire.

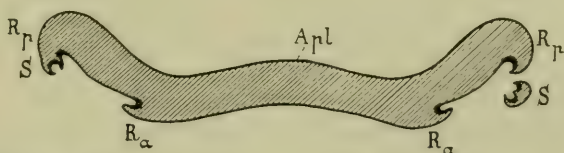


Fig. 20. *Gyropteris sinuosa* Gœppert. — Dessin schématique de la trace foliaire, montrant la réduction subie par la face antérieure. Mêmes lettres que pour la figure 19.

La trace foliaire des *Tubicaulis* est beaucoup plus transformée; elle rappelle plus ou moins exactement celle des *Anachoropteris*. Le genre *Tubicaulis* appartient évidemment à une série très incomplète, mais l'évolution de cette série répète très probablement celle des *Gyropteris*.²⁾

¹⁾ Ceci confirme les suppositions émises par M. Tansley.

A. G. Tansley, The evolution of the Filicinean Vascular System 1907, p. 64.

²⁾ La plupart des auteurs (MM. Scott, Tansley, etc.) tendent à rapprocher *Tubicaulis* des *Grammatopteris* et de *Botryopteris*, c'est-à-dire à le classer dans la famille des Botryoptéridées. J'ai cru devoir le rattacher à la famille des Zygoptéridées en raison du mode de ramification de la fronde et des analogies qu'il présente avec *Gyropteris*.

5. La forme la plus simple de la trace zygoptéridienne.

L'étude des stipes de *Diplolabis* et d'*Ankyropteris* montre que chez ces deux genres, les traces foliaires sortantes passent par un état très simple, que nous appellerons état clepsydroïde; à cet état, la trace foliaire comprend une masse ligneuse ovale pourvue d'un pôle intérieur au bois à chacune de ses extrémités. Il en est certainement de même chez *Stauropteris* et *Gyropteris*, dont les stipes ne sont pas encore connus.¹⁾ D'après ce que nous savons de la signification phylogénique des réduites de la trace foliaire, nous pouvons conclure que les quatre types de traces zygoptéridiennes, décrits ci-dessus, sont certainement dérivés d'une même forme clepsydroïde.

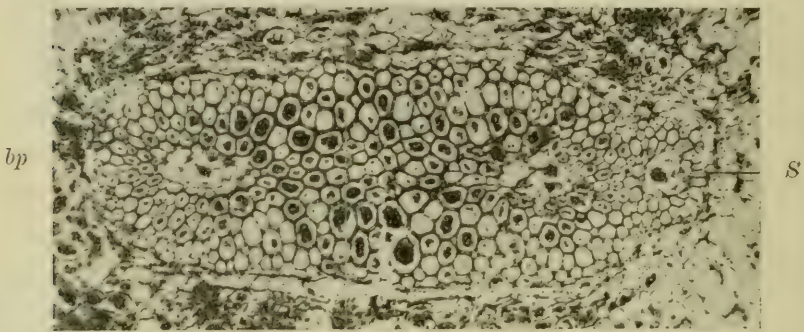


Fig. 21. *Clepsydropsis antiqua* Unger, var. *exigua*. — Trace foliaire d'un pétiole primaire, avec anneau sortant destiné à un pétiole secondaire. *bp*, boucle périphérique; *S*, anneau sortant. (× 70.)

Or le genre *Clepsydropsis* du Dévonien supérieur réalise précisément, avec de légères modifications, il est vrai, cette forme simple et mérite par conséquent d'être regardé comme très voisin de la souche commune de toutes les Zygoptéridées. La trace foliaire du *Clepsydropsis* (fig. 21) comprend une masse ligneuse ovale, parfois légèrement étranglée en son milieu; elle est pourvue de deux boutonnières ou boucles périphériques, allongées radialement; les éléments de protoxylème sont situés sur le bord interne des boucles périphériques, qui sont remplies par un parenchyme à parois minces. Le pétiole primaire ne porte que deux files de pétioles secondaires. Chaque pétiole secondaire reçoit du pétiole primaire un anneau ligneux (*S*, fig. 21 et 23). Les anneaux ligneux sortants sont produits par étranglement aux dépens des boucles périphériques; ils n'ont qu'un seul plan de symétrie passant

¹⁾ Dans les stipes de *Tubicaulis*, l'état clepsydroïde est sauté ou franchi très rapidement.

par l'axe du pétiole primaire; ils comprennent un arc postérieur bombé, fortement épaissi, et un arc antérieur, plat et mince (fig. 22).¹⁾

Si l'on suit, la trace foliaire de *Clepsydropsis* rentrant dans le stipe, on la voit prendre également une forme annulaire par fusion des deux boucles périphériques dans le plan de symétrie principal.

Ainsi par réduction, soit à l'intérieur du stipe, soit dans les pétioles secondaires, la trace foliaire en clepsydre tombe toujours à l'état d'anneau, souvent aplati tangentiellement.

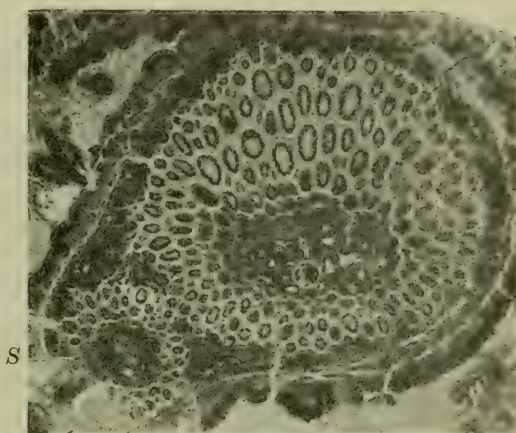


Fig. 22. *Clepsydropsis (antiqua* Unger?). — Trace foliaire d'un pétiole secondaire, avec anneau ligneux sortant; S, destiné à un pétiole tertiaire. ($\times 54$.)

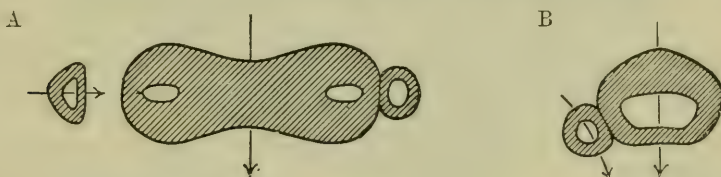


Fig. 23. *Clepsydropsis antiqua* Unger. — A, masse ligneuse d'un rachis primaire, montrant l'émission des anneaux sortants destinés aux pétioles secondaires. B, masse ligneuse d'un pétiole secondaire, montrant l'émission d'un anneau sortant, destiné à un pétiole tertiaire.

N.B. Le plan de symétrie des pétioles secondaires est perpendiculaire au plan de symétrie principal du pétiole primaire. Le plan de symétrie des pétioles tertiaires est sensiblement parallèle à celui du pétiole secondaire, qui les porte.

6. Le type inversicaténal à un seul plan de symétrie: la trace foliaire botryoptéridienne.

La famille des Botryoptéridées renferme, semble-t-il, deux séries parallèles, issues d'une même souche et ayant pour types les genres *Botryopteris* et *Anachoropteris*.²⁾ Chaque série comprend des formes

¹⁾ P. Bertrand, Nouvelles remarques sur la fronde des Zygoptéridées. Bull. Soc. d'Hist. nat. d'Autun, Vol. XXV. 1912.

²⁾ Nous nous rallions entièrement à l'opinion de M. de Solms-Laubach, qui a jugé préférable de laisser *Botryopteris* et *Anachoropteris* dans la même famille. En y joignant le genre *Grammatopteris*, la famille des Botryoptéridées constitue un ensemble remarquablement homogène.

H. zu Solms-Laubach, Analyse de „P. Bertrand, Etudes sur la fronde des Zygoptéridées“. Zeitschr. f. Bot. I, 1909, p. 665.

différenciées et des formes simples, qui paraissent se correspondre très exactement de part et d'autre, bien que nos connaissances sur la famille soient encore incomplètes. Aux *Botryopteris* de la section *Tridentata*, formes simples de la 1^{ère} série, correspondent les *Grammatopteris* dans la 2^{ème} série; aux *Botryopteris* de la section *Forensis*, formes différenciées, correspondent les *Anachoropteris*.

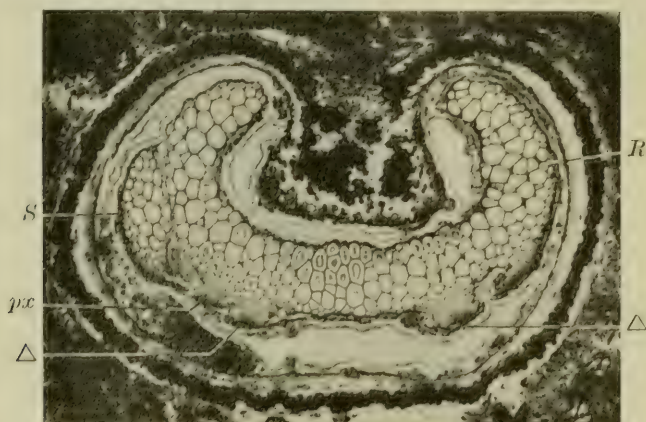


Fig. 24. *Anachoropteris* cf. *Decaisnei* P. Bertrand. — Trace foliaire d'un pétiole primaire. Δ , Δ , pôles fondamentaux; *px*, cupule sortante; *R*, pièce réceptrice; *S*, masse ligneuse sortante destinée à un pétiole secondaire. ($\times 11$.)

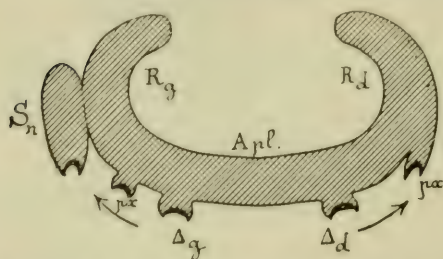


Fig. 25. *Anachoropteris* cf. *Decaisnei* P. Bertrand. — Trace foliaire d'un pétiole primaire. Schéma explicatif. *Apl.*, lame ligneuse centrale horizontale; *Rg*, *Rd*, pièces réceptrices; Δ , Δ , pôles fondamentaux en forme de cupules; *px*, *px*, éléments de protoxylème disposés en cupules, destinés aux pièces sortantes; *S_n*, pièce sortante définitive.

Les flèches indiquent le trajet suivi par les cupules sortantes, le long de la base des pièces réceptrices.

Si l'on s'adresse aux formes les plus différenciées des deux séries, par exemple à *Botryopteris forensis* et à *Anachoropteris pulchra* ou *A. Decaisnei*, on y retrouve à première vue les caractéristiques des Inversicaténales (fig. 24, 25 et 26).

Chez ces deux espèces, la trace foliaire comprend en principe: une lame ligneuse centrale, pourvue d'un pôle ou au maximum de deux pôles en cupules (pôles fondamentaux), situés sur son bord antérieur, et deux lames

ligneuses latérales (ou bras), plus ou moins arquées, dirigées vers l'arrière; ce sont les pièces réceptrices, *R*. La différenciation ligneuse est nettement centrifuge et tangentielle ou simplement centrifuge.

La lame ligneuse centrale (*Apl*) est allongée verticalement et soudée en arrière aux pièces réceptrices chez *Botryopteris* (fig. 26). Elle est allongée horizontalement et soudée en avant aux pièces réceptrices chez *Anachoropteris* (fig. 24 et 25); l'ensemble de la trace a nettement une courbure inverse. Les protoxylèmes (pôles fondamentaux et pôles sortants) sont distribués sur la convexité des lames lignieuses, sur leur bord antérieur.

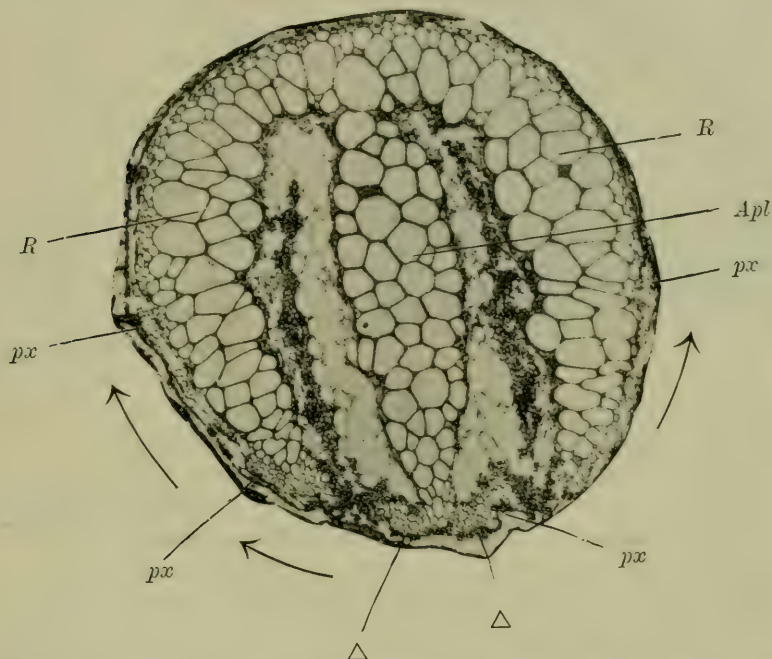


Fig. 26. *Botryopteris forensis* B. Renault. — Section transversale de la trace foliaire. *Apl*, lame lignieuse centrale verticale; *R, R*, pièces réceptrices; Δ, Δ , pôles fondamentaux; *px, px*, cupules de protoxylème destinées aux pétioles secondaires. Les flèches indiquent le trajet suivi par les cupules sortantes, *px*, le long des pièces réceptrices. ($\times 25$.)

Le mode d'émission des pièces sortantes, destinées aux pétioles secondaires offre une particularité, caractéristique de la famille des Botryoptéridées: le métaxylème, c'est-à-dire la plus grande partie de la pièce sortante, est produit aux dépens de la pièce réceptrice comme chez les Zygoptéridées, mais le cordon de protoxylème correspondant, qui en section transversale a la forme d'une cupule, prend naissance plus bas aux dépens du pôle fondamental (fig. 24, 25 et 26). Sur une section transversale du pétiole, on aperçoit généralement plusieurs cupules sortantes, c'est-à-dire plusieurs groupes de protoxylème, *px*, espacés entre chaque pôle fondamental, Δ , et la

région des pièces réceptrices où s'élabore la pièce sortante définitive.¹⁾

On voit que les différentes parties de la pièce sortante s'attachent sur les régions homologues de la trace foliaire principale: le métaxylème sur les pièces réceptrices, le protoxylème sur les pôles fondamentaux.

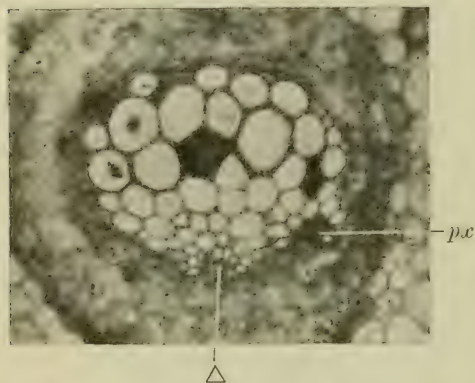


Fig. 27. *Botryopteris antiqua* Kidston. — Section transversale d'une trace foliaire. Δ , pôle fondamental en forme de cupule; *px*, pôle sortant. D'après une préparation de la collection Roche du Museum de Paris. — Esnost, près d'Autun.

D'ailleurs la ramification des pétioles de Botryoptéridées suit très exactement les règles de l'édification parallèle, énoncées Chap. I, p. 195. En particulier le plan de symétrie des pétioles secondaires est sensiblement parallèle à celui du rachis primaire, qui les porte; leur trace foliaire offre une structure presque identique à celle de la trace foliaire principale; elle est seulement plus petite.

Les formes simples de la trace botryoptéridienne se trouvent réalisées chez le *Botryopteris antiqua*²⁾ de la section *Tridentata* pour le type *Botryopteris* (fig. 27), chez les *Grammatopteris* pour le type *Anachoropteris*. Elles représentent simplement un état plus condensé³⁾ des deux formes, que nous venons de décrire. La condensation plus grande se traduit par ce fait: que les différentes régions de la trace foliaire sont moins contrastées les unes par rapport aux autres, moins spécialisées; les deux pièces réceptrices font corps avec la lame ligneuse centrale au lieu de constituer deux systèmes distincts. Mais un examen attentif du mode de ramification permet de constater que ces formes primitives⁴⁾ de la trace botryoptéridienne renferment déjà

¹⁾ C. Eg. Bertrand et F. Cornaille, Les caractéristiques de la trace foliaire botryoptéridienne. C. R. Acad. d. Sciences Paris, t. CL, p. 1019. 1910.

²⁾ R. Kidston, On a new species of *Dineuron* and *Botryopteris* from Pettycur (Fife). Trans. of the R. Soc. of Edinburgh, Vol. XLVI, part II, No. 16. 1908.

³⁾ Par état plus condensé, nous entendons ici: objet non encore différencié.

⁴⁾ Nous n'admettons ici *Grammatopteris* comme forme primitive du type *Anachoropteris* que sous bénéfice d'inventaire. La trace foliaire de *Grammatopteris* représente certainement une forme plus simple qu'*Anachoropteris*, mais est-ce une forme demeurée primitive, ou bien est-ce une forme simplifiée c'est-à-dire une forme régressive, ayant subi une réduction des pièces réceptrices? c'est ce qu'il ne nous est pas possible de dire actuellement.

en puissance tous les caractères, que nous avons trouvés chez les formes plus différenciées.

7. Origine des traces foliaires zygoptéridienne et botryoptéridienne.

En étudiant le stipe du *Botryopteris antiqua*, M. W. T. Gordon¹⁾, puis M^{lle} Mg. Benson²⁾ ont constaté, que la trace foliaire est émise d'abord sous forme d'une masse de bois pleine, avec pôle interne, mais très rapproché du bord antérieur; la masse ligneuse peut prendre une forme annulaire, si le protoxylème, intérieur au bois, est accompagné d'une petite quantité de parenchyme. Plus haut le pôle s'ouvre en avant et devient ainsi extérieur au bois (fig. 28).

Il est vraisemblable, que ces états successifs de la trace foliaire du *Botryopteris antiqua*, représentent, comme nous l'avons déjà admis pour d'autres Fougères une répétition de formes ancestrales.

Si nous comparons maintenant ces formes simples à celles que nous avons signalées, soit dans les pétioles primaires, soit dans les pétioles secondaires des *Clepsydropsis*, on sera frappé de leur très grande similitude.

Il semble difficile d'échapper à la conclusion que les deux types de trace foliaire: zygoptéridien et botryoptéridien, sont dérivés d'une forme ancestrale commune. Celle-ci comprenait très probablement un anneau ligneux avec parenchyme central et protoxylème sur le bord interne de l'anneau; il y avait deux plans de symétrie. On peut imaginer comme MM. Kidston et Gwynne Vaughan que la trace foliaire primitive, au lieu d'un anneau ligneux, avait une masse de bois pleine à pôle central; ce n'est là qu'une variante; mais la présence de deux plans de symétrie rectangulaires paraît être une condition indispensable. Je crois aussi, qu'il faut admettre avec les deux savants anglais, que la ramification suivait les règles de l'édification parallèle.³⁾

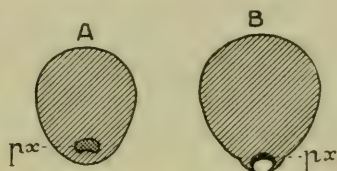


Fig. 28. *Botryopteris antiqua* Kidston. — A, trace foliaire, quittant le stipe avec pôle intérieur au bois; B, trace foliaire dans le pétiole primaire avec pôle en forme de cupule sur son bord antérieur; px, protoxylème.

D'après M^{lle} Mg. Benson.

¹⁾ W. T. Gordon, Struct. and aff. of *Diplolabis Römeri*, loc. cit. p. 732.

²⁾ Mg. Benson, New observations on *Botryopteris antiqua* Kidston. Ann. of Bot., Vol. XXV, No. 100, 1911, p. 1045.

³⁾ Kidston et Gwynne Vaughan, Fossil Osmundaceæ, part IV, loc. cit. p. 469.

Les idées exprimées ici sur l'origine des traces foliaires zygoptéridienne et botryoptéridienne sont conformes aux vues de MM. Kidston et Gwynne Vaughan, de M. Gordon et de M^{lle} Benson.

En partant de cette forme, il est très facile de réaliser les deux types de trace foliaire des Inversicaténales. Si le pôle se rapproche du bord antérieur de la masse ligneuse, il y a perte du plan de symétrie droite-gauche; nous obtiendrons la trace foliaire du *Botryopteris antiqua*.

Si au contraire le plan de symétrie accessoire est conservé et si le pôle initial se divise en deux pôles, qui se rapprochent des bords latéraux de la masse ligneuse, nous obtiendrons la trace foliaire du *Clepsydropsis antiqua*.¹⁾

Ainsi la différence initiale entre les deux familles réside simplement dans le degré de symétrie de la trace foliaire; mais à partir de ce moment les deux formes de trace foliaire évoluent parallèlement de la même façon, elles évoluent dans le sens inversicaténal, c'est-à-dire qu'elles acquièrent les caractères signalés au début de ce chapitre.

La différence entre la famille des Botryoptéridées et celle des Osmondacées ne réside plus dans le degré de symétrie de la trace foliaire. Elle est pourtant infiniment plus profonde, que celle qui sépare les Botryoptéridées des Zygoptéridées. C'est ce que nous verrons au chapitre VI.

¹⁾ La trace foliaire des *Anachoropteris* peut-être dérivée soit du type *Botryopteris*, par division du pôle antérieur, soit directement de la forme ancestrale. Il faut attendre la découverte de nouveaux documents pour préciser ce point.

J'ai donné antérieurement une explication schématique permettant de faire dériver les *Botryopteris* des *Anachoropteris* par fusion des deux pôles fondamentaux à la face antérieure de la trace foliaire; mais comme cette explication ne paraît pas conforme à la réalité, je crois inutile de la discuter ici, malgré l'intérêt qu'elle peut présenter pour la comparaison des deux types. C'est dire, que j'approuve dans les grandes lignes, les critiques formulées par Mlle Benson contre la dérivation des *Botryopteris* à partir des *Anachoropteris* et de ceux-ci à partir des Zygoptéridées.

Mg. Benson, New observations on *Botryopteris antiqua*, loc. cit. pp. 1050—1053.

Chapitre IV.

L'ordre des Inversicaténales: le stipe.

Sommaire.

1. Généralités sur le stipe des Inversicaténales.
2. La structure moyenne du stipe chez les Inversicaténales: le stipe du *Diplolabis Römeri*.
3. Variantes de la structure moyenne du stipe chez les Inversicaténales.
4. L'organisation la plus élevée atteinte par le stipe chez les Inversicaténales: *Ankyropteris Grayi* et *A. scandens*.
5. La position systématique des Inversicaténales. — Conclusions des chapitres III et IV.

1. Généralités sur le stipe des Inversicaténales.

Pendant très longtemps, on n'a possédé que fort peu de documents sur les stipes des Inversicaténales; au cours des cinq dernières années, grâce à quelques découvertes heureuses, nos connaissances sur ces organes se sont rapidement accrues. Nous citerons en particulier: la découverte des stipes de *Diplolabis Römeri* par M. W. T. Gordon, de *Metaclepsydropsis duplex* par M^{lle} Mg. Benson et M. Gordon, de *Tubicaulis Sutcliffii* par M^{me} M. C. Stopes, de *Botryopteris antiqua* par M. R. Kidston et M^{lle} Mg. Benson, etc. Une étude nouvelle des stipes d'*Asterochlaena*, de *Clepsydropsis*, de *Grammatopteris*, insuffisamment décrits, a permis aussi d'éclaircir beaucoup de points restés douteux.¹⁾

Les stipes des Inversicaténales offrent une très grande variété au point de vue de leurs formes extérieures, de leur port. Chez certaines espèces, le stipe est dressé; il est pourvu d'un revêtement constitué par les bases des pétioles et par des racines; le stipe est

¹⁾ W. T. Gordon, On the struct. and aff. of *Diplolabis Römeri*. 1911.

W. T. Gordon, On the struct. and aff. of *Metaclepsydropsis duplex*. 1911.

M. C. Stopes, A new fern from the Coal-Measures: *Tubicaulis Sutcliffii*. Mem. and Proc. of the Manchester Lit. and Phil. Soc., Vol. 50, Part III. 1906.

R. Kidston, On a new species of *Dineuron* and *Botryopteris* from Pettycur. Fife. Op. cit. 1908.

Mg. Benson, New observations on *Botryopteris antiqua* (op. cit.) 1911.

P. Bertrand, Note sur les stipes de *Clepsydropsis*. C. R. Acad. d. Sc. Paris. 16 nov. 1908.

P. Bertrand, Structure des stipes d'*Asterochlaena laxa* Stenzel. Mém. Soc. Géol. du Nord, t. VII, mém. No. 1. 1911.

C. Eg. Bertrand et P. Bertrand, Le *Tubicaulis Berthieri*, nov. sp. Bull. Soc. d'Hist. nat. Autun, Vol. XXIV. 1911.

alors comparable aux stipes des Osmondacées. C'est le cas pour les *Asterochlaena*, les *Tubicaulis* et les *Grammatopteris*; certains stipes de *Clepsydropsis* (les formes désignées sous les noms de *Cladoxylon mirabile* et de *Cladoxylon taeniatum* en particulier) rentrent aussi dans cette catégorie.

Chez d'autres espèces, le stipe a l'allure d'un rhizome, grêle, ramifié, portant de loin en loin une fronde dressée verticalement. C'est le cas de : *Diplolabis*, *Metaclepsydropsis*, *Botrychioxylon* (?), *Botryopteris*.

Enfin certaines espèces d'*Ankyropteris* (*A. scandens* et probablement aussi *A. Grayi*) avaient des stipes grimpants, qui s'insinuaient entre les racines des *Psaronius* ou cherchaient un appui le long d'autres tiges dressées.

Toutes ces formes d'appareil végétatif rappellent les formes que l'on rencontre encore chez les Fougères actuelles.

Au point de vue de la structure du système vasculaire, les stipes d'Inversicaténales nous offrent trois types principaux :

1^o Un type moyen, qui est le plus répandu et que nous trouvons réalisé, à quelques variantes près, chez : *Metaclepsydropsis*, *Diplolabis*, *Ankyropteris corrugata*, *Tubicaulis*, *Grammatopteris*, *Botryopteris*.

2^o Un type très différencié, qui s'observe seulement chez *Ankyropteris Grayi* et *A. scandens*.

3^o Un type très ancien, caractérisé par la présence d'une étoile libéro-ligneuse; ce dernier type est réalisé chez *Clepsydropsis*, *Asteropteris*, *Asterochlaena* et *Zygopteris Kidstoni*. Son étude fera l'objet d'un chapitre spécial.

2. Le stipe du *Diplolabis Römeri*.

Le *Diplolabis Römeri* nous fournit un bon exemple de la structure moyenne du stipe chez les Inversicaténales.

Le stipe de *D. Römeri*¹⁾ est un rhizome rampant, à entrenœuds très longs, présentant des dichotomies fréquentes, il est pourvu de nombreuses racines bipolaires, distribuées irrégulièrement et orientées dans toutes les directions. La structure de ces racines est très semblable à celle des Fougères actuelles et ne donne lieu à aucune observation. Les frondes sont émises à de longs intervalles et paraissent avoir été dressées verticalement; elles sont plus volumineuses que le rhizome qui les porte.

¹⁾ Notre connaissance du stipe de *Diplolabis Römeri* est due toute entière à M. W. T. Gordon. Nous résumons ici les principaux résultats de son travail.

W. T. Gordon, On the structure and affinities of *Diplolabis Römeri* de Solms. Trans. of the R. Soc. of Edinburgh, Vol. 47, part IV. 1911.

Le stipe possède une masse de bois pleine, à contour circulaire, tapissée de liber sur tout son pourtour (fig. 29). Le bois comprend deux zones: une zone externe et une zone centrale. La zone externe, très épaisse, est constituée par des trachéides larges, allongées, acuminées à leurs extrémités; ce sont les trachéides normales. Le centre de la masse ligneuse est constitué au contraire par des trachéides étroites, courtes, tronquées à leur extrémité; elles sont disposées en files verticales et paraissent issues du recloisonnement des fibres procambiales. Les deux sortes de trachéides sont réticulées.

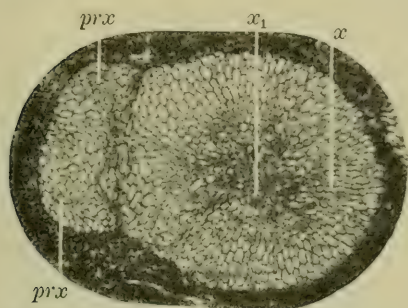


Fig. 29. *Diplolabis Römeri* de Solms. — Stipe. Section transversale du système vasculaire avec trace foliaire sortante. *prx*, *prx*, pôles de la trace sortante; *x*, zone ligneuse externe; *x1*, zone ligneuse interne. (X 10.)
D'après W. T. Gordon.



Fig. 30. *Diplolabis Römeri* de Solms. — Trace foliaire sortante à l'état clepsydrique. *prx*, *prx*, groupes de protoxylème. (X 6.)
D'après W. T. Gordon.

La différenciation du bois en deux zones distinctes rappelle la structure des *Osmondacées* permienues. Il y a pourtant une différence: chez *Thamnopteris*, les trachéides internes sont plus larges que les trachéides externes; c'est le contraire chez *Diplolabis*; les fibres procambiales auraient donc subi ici un recloisonnement longitudinal avant leur recloisonnement transversal.

A la limite entre les deux zones de trachéides, on observe des groupes de protoxylème, constitués par des éléments scalariformes; d'après M. Gordon, ces groupes sont très probablement, le prolongement de ceux descendus des traces foliaires. Les pôles, venus des traces foliaires, pénètrent en effet profondément à l'intérieur du cylindre ligneux et peuvent être suivis très loin vers le bas.

La trace foliaire, au moment de sa libération, est déjà volumineuse; elle présente une masse ligneuse ovale, pourvue d'un pôle intérieur au bois à chacune de ses extrémités. Un peu plus haut chacun des groupes de protoxylème s'allonge horizontalement; sous cet état réduit, la trace foliaire du *Diplolabis* rappelle très nettement celle du

Clepsydropsis antiqua à son plein épanouissement dans le pétiole primaire (fig. 21 et 30).

Plus haut encore, les pôles s'ouvrent latéralement, les extrémités de la masse ligneuse se différencient et donnent naissance aux quatre bras. Ces divers phénomènes sont compliqués par l'émission de plusieurs arcs sortants, destinés à des pétioles secondaires rudimentaires, fixés sur la base du pétiole primaire ou même sur le stipe.

Ajoutons pour terminer l'étude du stipe du *D. Römeri*, que les tissus corticaux sont complètement dépourvus d'éléments sclérifiés, ce qui est d'accord avec la nature rhizomateuse attribuée à l'organe.

3. Variantes de la structure moyenne du stipe chez les Inversicaténales.

Les stipes de *Metaclepsydropsis duplex* et d'*Ankyropteris corrugata* offrent une structure très semblable à celle du *Diplolabis Römeri*. La différence essentielle réside dans la nature de la région centrale, qui est à l'état de moëlle mixte, au lieu d'être constituée toute entière par des éléments ligneux.

Chez *M. duplex*¹⁾ le centre de la masse ligneuse est occupé par des cellules à parois minces, mélangées de trachéides étroites, allongées. Il en est de même chez *A. corrugata*, mais les trachéides internes sont courtes, globuleuses, à ornementation réticulée. La moëlle mixte est enveloppée d'un anneau épais de trachéides larges, à ornements réticulés chez *M. duplex*, à ornements scalariformes chez *A. corrugata*. Chez tous les deux, les pôles destinés aux traces foliaires sortantes prennent naissance profondément, sur le bord interne de l'anneau ligneux, au contact de la moëlle (fig. 31, A). Les traces foliaires sortantes présentent comme chez *Diplolabis*, une masse ligneuse ovale, pourvue d'un pôle intérieur au bois à chacune de ses extrémités (fig. 31, D). Ainsi la ressemblance entre les stipes des trois espèces est si grande, qu'il faut une analyse minutieuse de leurs sections transversales pour les distinguer les uns des autres.

Un caractère particulier au stipe d'*A. corrugata* et aux autres stipes d'*Ankyropteris* est la présence de nombreux petits arcs (ou anneaux) sortants, qui s'échappent continuellement de la périphérie de l'anneau ligneux; ces petits arcs sont destinés à des écailles ou frondes scariées (appelées aussi *aphlebia*), qui forment autour du stipe un revêtement entre les bases des frondes normales. Les frondes scariées ont la valeur de pétioles secondaires.

¹⁾ W. T. Gordon, On the structure and affinities of *Metaclepsydropsis duplex* Williamson. Trans. of the R. Soc. of Edinburgh, Vol. 48, part I. 1911.

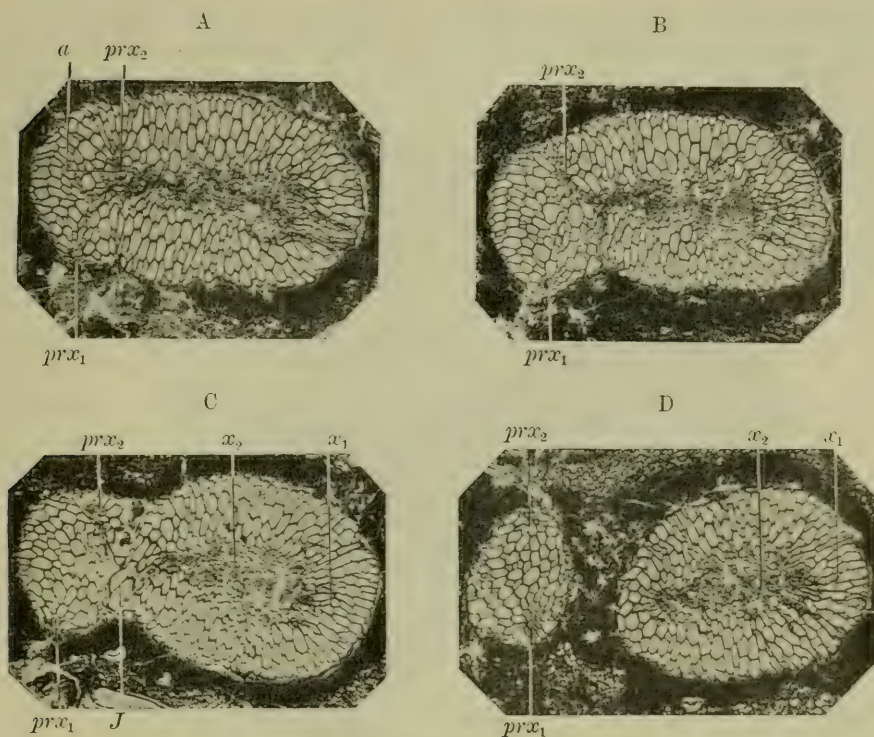


Fig. 21. *Metaclepsydropsis duplex* Williamson. — 4 sections transversales du stipe montrant l'émission d'une trace foliaire. *a*, trace foliaire sortante; *prx*₁, *prx*₂, pôles de la trace foliaire sortante; *x*₁, couronne ligneuse externe; *x*₂, trachéides internes; *J*, trachéides larges. (× 15.)
D'après W. T. Gordon.

La structure de la fronde permet seule une distinction précise entre les trois espèces. Cette structure montre que *M. duplex* et *D. Römeri* sont deux espèces très voisines: leurs traces foliaires diffèrent seulement par le degré de différenciation des quatre bras ou pièces réceptrices; la structure de leurs pétioles secondaires est presque identique de part et d'autre.

L'*Ankyropteris corrugata* appartient au contraire à une série toute différente comme nous l'avons indiqué au chapitre III (p. 224 et 226); il est caractérisé par la présence de deux boucles ligneuses périphériques dans sa trace foliaire.

Une autre variante de la structure moyenne du stipe s'observe chez les *Tubicaulis* et chez les *Botryopteris*. Ces deux genres renferment chacun plusieurs espèces, qui s'espacent depuis le Culm jusqu'au Permien. Chez toutes les espèces connues, le stipe possède un cylindre ligneux plein homogène, c'est-à-dire composé d'une seule sorte de trachéides à ponctuations multisériées ou à

ornamentation réticulée. Cette forme de système vasculaire est apparemment plus simple que celle du *Diplolabis Römeri*.

Chez les *Botryopteris*, le volume de la trace foliaire est considérable par rapport à celui du cylindre vasculaire (fig. 32). Les pôles descendus de la trace foliaire pénètrent jusqu'au centre du cylindre ligneux au moins chez *B. hirsuta* et chez *B. forensis*.

Chez les *Tubicaulis*, la trace foliaire très développée dans la fronde, se réduit à un petit volume dans le stipe; les pôles s'éteignent à la périphérie de la masse ligneuse (fig. 33).

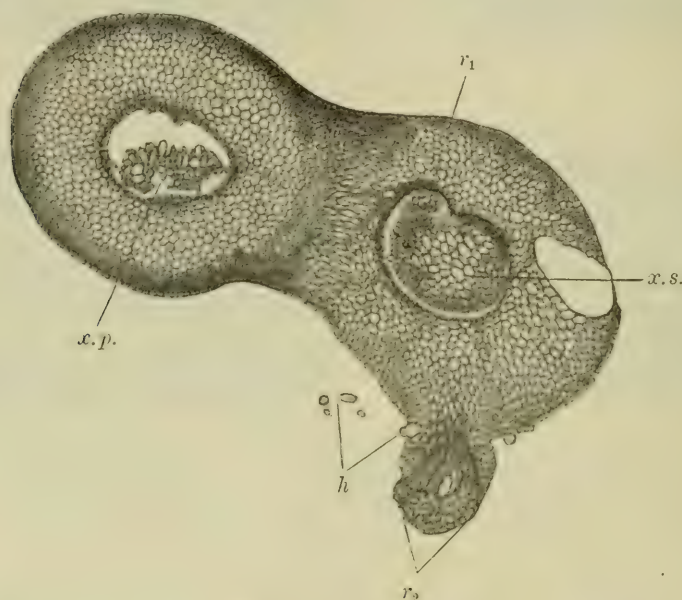


Fig. 32. *Botryopteris hirsuta* Williamson. — Section transversale d'un stipe avec trace foliaire sortante. *x.s.*, masse ligneuse du stipe; *x.p.*, trace foliaire sortante; *r1*, *r2*, racines adventives; *h*, poils. ($\times 15$)

D'après D. H. Scott.

Nos deux genres appartiennent du reste à des séries très différentes. Les *Tubicaulis* se rattachent aux Zygoptéridées par le mode de ramification de leur trace foliaire.¹⁾ Les *Tubicaulis* sont remarquables par l'uniformité de structure qu'ils présentent; la structure du système vasculaire dans la fronde et dans le stipe n'offre aucune modification notable depuis le *T. Sutcliffii* du Westphalien, jusqu'au *T. Solenites* et au *T. Berthieri* du Permien (fig. 33).

Chez les *Botryopteris* également, la structure du stipe demeure très constante; mais la trace foliaire se différencie beaucoup depuis le *B. antiqua* du Culm, jusqu'au *B. forensis* du Stéphanien (voir

¹⁾ Cf. P. Bertrand, Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, p. 187.

ci-dessus fig. 26 et 27). Les *Grammatopteris*, qui rentrent dans la famille des Botryopteridées, ont aussi un cylindre ligneux plein, probablement homogène, dans leur stipe.

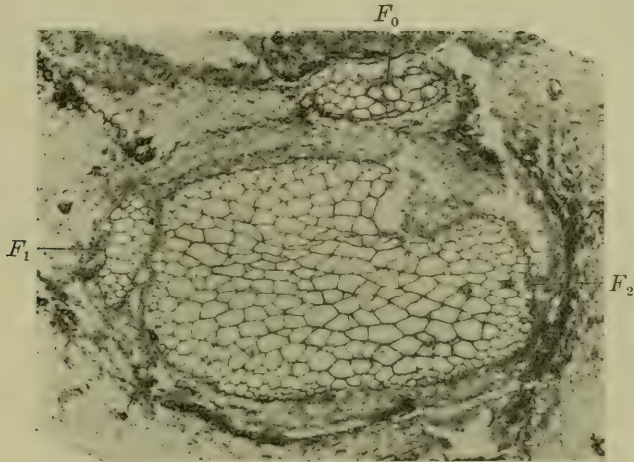


Fig. 33. *Tubicaulis Berthieri* C. E. B. et P. B. — Section transversale du système vasculaire du stipe. F_0 , F_1 , F_2 , traces foliaires sortantes. ($\times 18$.)

En résumé, nous trouvons chez les Inversicaténales trois formes de système vasculaire, peu différentes les unes des autres:

1° Un cylindre ligneux plein homogène, avec protoxylèmes profondément situés: *Botryopteris*, ou localisés à la périphérie: *Tubicaulis*, *Grammatopteris*.

2° Un cylindre ligneux plein hétérogène, avec trachéides internes, étroites et courtes, avec trachéides externes, larges et allongées: *Diplolabis Römeri*.

3° Un cylindre ligneux tubulaire avec moëlle mixte: *Metaclepsydropsis duplex*, *Ankyropteris corrugata*.

La première forme paraît être à la fois la plus simple et la plus primitive. C'est celle que les auteurs anglais considèrent comme la protostèle par excellence. Il est tout naturel de supposer que les autres formes en sont dérivées par différenciation progressive du centre de la masse ligneuse. La médullation du système vasculaire s'opérerait donc chez les Inversicaténales par des procédés très analogues à ceux mis en œuvre chez les Osmondacées. Ceci toutefois ne s'applique qu'aux Zygopteridées; car chez les Botryopteridées nous ne connaissons par encore de forme supérieure au cylindre ligneux plein homogène avec ou sans pôles centraux; sous ce rapport, les Botryopteridées se montreraient moins évoluées que les Zygopteridées.

En se reportant au tableau de la famille des Zygoptéridées reproduit p. 224, on constate que les trois formes de système vasculaire, signalées ci-dessus, se rencontrent aussi bien chez des espèces très voisines, comme *M. duplex* et *D. Römeri*, que chez des espèces, que la structure de leurs traces foliaires éloigne beaucoup les unes des autres, comme *M. duplex* et *A. corrugata*, *Tubicaulis* et *Diplolabis Römeri*.

On pourrait être tenté d'y voir une contradiction entre la classification, basée sur les caractères de la trace foliaire, et une autre classification, peut-être très différente, que l'on établirait en se servant des caractères du stipe. Nous allons montrer qu'il n'en est rien.

Il faut se rappeler d'abord que la famille des Zygoptéridées est essentiellement polyphylétique; il en résulte que certaines transformations ont pu se répéter un grand nombre de fois de la même façon, créant ainsi des analogies multiples entre des séries très différentes (phénomènes d'homœomorphie); en outre, il est possible qu'un même genre nous offre à lui seul plusieurs stades de ces transformations; est-il besoin d'ajouter que nous ne possédons pas tous les termes de l'évolution, mais seulement quelques chaînons pris çà et là dans chaque série?

Pour préciser notre pensée, prenons un exemple concret: nous ne connaissons le stipe que d'une seule espèce de *Metaclepsydropsis*; si nous connaissions toutes les espèces de ce genre et si nous pouvions étudier leurs stipes, nous verrions peut-être, que les uns ont un cylindre ligneux plein homogène, d'autres un cylindre ligneux avec deux sortes de trachéïdes, d'autres encore, comme *M. duplex*, auraient une moëlle mixte au centre du bois. La même remarque peut s'appliquer aux genres *Diplolabis*, *Etapteris*, etc.

En d'autres termes, l'évolution du système vasculaire du stipe s'est vraisemblablement répétée de la même façon, soit à l'intérieur de genres, appartenant ou non à une même série, soit dans l'ensemble des genres appartenant à deux séries parallèles. De plus cette répétition a pu être complète, ou seulement partielle.

4. L'organisation la plus élevée atteinte par le stipe chez les Inversicaténales: *Ankyropteris Grayi* et *A. scandens*.

Les notions précédentes trouvent précisément une application dans la variété étonnante des stipes, que nous rencontrons à l'intérieur du seul genre *Ankyropteris*, probablement l'un des plus étendus de la famille des Zygoptéridées. A côté d'*Ankyropteris corrugata*, dont le système vasculaire est comparable à celui de *Metaclepsydropsis duplex*, vient se placer le curieux *Botrychioxylon*, dont nous devons la con-

naissance à M. le Dr. D. H. Scott¹⁾; la trace foliaire de *Botrychioxylon* est presque identique à celle d'*A. corrugata*; mais le stipe est fort différent; il présente en son centre une lame de bois primaire, très réduite, (masse ligneuse homogène) enveloppée par un bois secondaire épais. *A. corrugata* lui-même offre, à la périphérie de son anneau ligneux, des traces d'accroissement secondaire, qui pourraient être dues, il est vrai, à des blessures locales.

Chez le *Zygopteris Kidstoni*, le stipe possède une étoile ligneuse compacte; il offre néanmoins certains caractères, qui conduisent à le classer au voisinage du genre *Ankyropteris*; nous réservons l'étude de cette forme particulière pour le chapitre suivant.

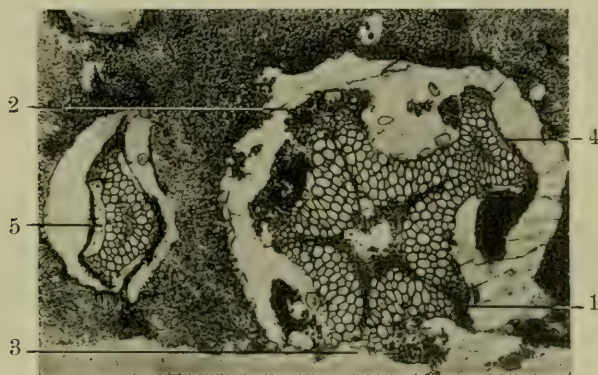


Fig. 34. *Ankyropteris Grayi* Williamson. — Section transversale du système vasculaire, montrant l'émission des traces foliaires. 1, 2, 3, 4, 5, états successifs de la masse sortante. Celle-ci est formée par la réunion d'une trace foliaire et d'un stipe axillaire. (X 7.)
D'après D. H. Scott.

Enfin chez *A. Grayi* et *A. scandens*²⁾, le système vasculaire du stipe atteint la plus haute différenciation, que nous connaissons actuelle-

¹⁾ D. H. Scott, On the structure of some Carboniferous Ferns. Journ. R. Micr. Soc., 1906, pp. 519—521.

Ibid., Studies in Fossil Botany, Vol. I. 1908.

²⁾ L'attribution du *Rachiopteris Grayi* Will. au genre *Ankyropteris* mise un instant en doute par M. Kidston est aujourd'hui définitivement démontrée, 1^o par l'étude des échantillons originaux de Williamson, 2^o par la découverte à Shore d'un nouvel exemplaire, beaucoup mieux conservé que ceux de la collection Williamson.

Cf.: P. Bertrand, Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, p. 106, 107 et 222.

R. Kidston, Note on the petiole of *Zygopteris Grayi* Will. Ann. of Bot., Vol. XXIV, No. 94. Avr. 1910.

D. H. Scott, A palaeozoic fern and its relationships (*Zygopteris Grayi* Williamson). British Association. Portsmouth 1911.

D. H. Scott, On a Palaeozoic Fern, the *Zygopteris Grayi* of Williamson. Ann. of Bot., Vol. XXVI, No. 101, 1912, p. 39.

ment chez les Inversicaténales.¹⁾ Ce système vasculaire a la forme d'une étoile à cinq branches. Le cycle du stipe est égal à $\frac{2}{3}$ et chaque branche correspond à une génératrice foliaire. Un examen plus attentif de l'étoile montre qu'elle se compose en réalité de cinq lames ligneuses réparatrices, en forme d'U, à convexité tournée vers le centre; les branches de l'étoile sont produites par la coalescence des réparatrices deux à deux. Le centre du système est occupé par une moëlle mixte, qui pénètre plus ou moins profondément à l'intérieur des branches de l'étoile (fig. 34 et 35).

En somme, nous avons affaire à un anneau ligneux fortement lobé (d'où la forme étoilée), qui tend à se diviser en massifs réparateurs alternant avec les génératrices foliaires. Il ne manque à ce système que la possession de brèches foliaires, pour être aussi différencié que celui des Osmondacées récentes.

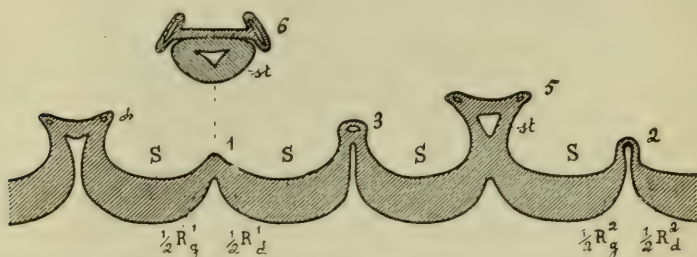


Fig. 35. *Ankyropteris Grayi* Williamson. — Développement schématique de l'étoile libéro-ligneuse du stipe. S, S, lames ligneuses réparatrices en forme d'U, alternant avec les génératrice foliaires; $\frac{1}{2}R'_g$, $\frac{1}{2}R'_d$, demi-réparatrices droite et gauche, correspondant à une même génératrice foliaire; st, stipe axillaire; 1, 2, 3, 4, 5, 6, états successifs de la trace foliaire sortante.

Il faut noter d'ailleurs, que la forme arquée des lames ligneuses réparatrices, en U très ouvert, rappelle ce que l'on observe chez les *Protopteris* de l'époque secondaire, chez les Cyathacées.

Mais les stipes d'*A. scandens* et d'*A. Grayi* s'élèvent bien au-dessus de ceux des autres Fougères par la présence de véritables stipes axillaires. L'émission de chaque trace foliaire est accompagnée, en effet, de celle d'une masse ligneuse annulaire; fixé d'abord sur le bord antérieur de la trace foliaire, cet anneau ligneux s'isole un peu plus haut, se lobe et finit par acquérir les caractères du système vasculaire du stipe principal. A cet égard, les stipes d'*Ankyropteris Grayi* et d'*A. scandens* ne seraient comparables qu'à ceux des Hyménophyllacées. Il faut remarquer toutefois, que chez ces derniers, les phénomènes sont plus simples; la trace foliaire de *Trichomanes*

¹⁾ Les stipes d'*Etapteris*, qui ne sont malheureusement pas connus, doivent offrir également des variantes nombreuses et un degré de différenciation très élevé.

radicans est beaucoup moins élevée en organisation, que celle d'*Ankyropteris Grayi*.

Le système vasculaire du stipe paraît en définitive éprouver plus de variations à l'intérieur du seul genre *Ankyropteris*, que dans l'ensemble des autres genres, parfois très éloignés les uns des autres, que nous avons étudiés jusqu'ici. Cependant la présence de boucles ligneuses périphériques dans la trace foliaire et le mode de ramification de la fronde montrent, sans doute possible, que toutes les espèces d'*Ankyropteris* appartiennent bien à un même genre naturel. D'autre part, il existe un caractère commun à tous les stipes d'*Ankyropteris*, y compris celui de *Botrychioxylon*¹⁾: c'est la présence dans les tissus corticaux, de nombreux petits anneaux ligneux, destinés à des frondes scarieuses (ou *aphlebia*), qui forment un revêtement autour du stipe.²⁾ Ce caractère fait défaut chez le *Zygopteris Kidstoni*, qui devra donc être classé à part, tant que sa fronde ne sera pas connue.

5. Position systématique des Inversicaténales. — Conclusions des Chapitres III et IV.

Les Inversicaténales rentrent-elles vraiment dans la classe des Filicinées? ou bien ont-elles des caractères si originaux, qu'il soit nécessaire de créer pour elles, comme pour les *Sphenophyllum* une classe spéciale, classe qui serait peut-être intermédiaire entre les Filicinées et les Ptéridospermées? C'est là une question, qui a beaucoup préoccupé les paléobotanistes, il y a quelques années; l'importance considérable, prise tout à coup par le groupe des Ptéridospermées, autorisait alors à douter de l'existence de Fougères véritables à l'époque paléozoïque. Nous n'avons plus les mêmes hésitations aujourd'hui; le problème de la position systématique des Inversicaténales est résolu pratiquement depuis quelque temps déjà.³⁾ Cependant pour l'anatomiste, il est toujours très instructif de jeter un coup d'œil d'ensemble sur les faits, qui ont servi de base à la solution définitive. Cette révision rapide tiendra lieu de conclusions aux chapitres III et IV.

¹⁾ Nous avons déjà signalé ce caractère à propos du stipe d'*A. corrugata* (voir plus haut, p. 238).

²⁾ Ce caractère a été signalé pour la première fois par B. Renault chez le *Zygopteris (Ankyropteris) Brongniarti*. Les frondes scarieuses ont la valeur de pétioles secondaires, insérés directement sur le stipe, au lieu d'être insérés sur la base du pétiole primaire.

Voir à ce sujet: D. H. Scott, On a Palæozoic Fern, the *Zygopteris Grayi* of Williamson, loc. cit. p. 60.

³⁾ C'est ainsi, que les conclusions de M. D. H. Scott, dans ses *Studies* (Edition 1908, Vol. I) sont tout à fait en harmonie avec celles que nous développons ici.

I. Caractères extérieurs du stipe. — Qu'ils soient dressés, rampants (rhizomes) ou grimpants, les stipes d'Inversicaténales n'offrent aucun caractère végétatif, que nous ne connaissions chez les Fougères actuelles. Les ressemblances sont parfois frappantes entre les types récents et les types diparus; citons par exemple: le revêtement de racines et de bases pétiolaires enchevêtrées, qui caractérisent les stipes dressés, les dichotomies fréquentes et le faible volume des rhizomes.

II. Anatomie du stipe. — La plupart des stipes d'Inversicaténales possèdent une structure, pour laquelle il est facile de trouver des analogues, soit chez les Fougères actuelles, soit de préférence chez les Osmondacées permienes.

La forme de système vasculaire, la plus répandue, paraît être une forme très primitive: c'est un cylindre ligneux plein homogène (protostèle). De celui-ci dérivent des formes plus élevées en organisation: cylindre ligneux avec deux sortes de trachéides, anneau ligneux avec moëlle mixte.

La forme la plus différenciée, réalisée chez *Ankyropteris Grayi* et *A. scandens*, équivaut à un anneau vasculaire, qui tend à se diviser en massifs réparateurs alternant avec les génératrices foliaires; mais cet anneau possède encore une moëlle mixte; il n'a pas encore de brèches foliaires.

L'évolution du système vasculaire à partir de la „protostèle“, est donc sensiblement parallèle chez les Inversicaténales et chez les Osmondacées; la médullation s'effectue de la même façon: par différenciation de la région centrale du cylindre ligneux.

III. Racines. — La présence de nombreuses racines bipolaires est un caractère des stipes d'Inversicaténales comme de ceux des Osmondacées anciennes ou récentes. La structure de ces racines bipolaires demeure, on le sait, tellement constante dans toute la classe des Fougères, qu'il a fallu renoncer à en tirer des caractères taxonomiques importants.

Chez les Inversicaténales, la position de ces racines sur le stipe est fréquemment liée à celle des frondes; elles s'insèrent en effet de préférence sur les flancs de la trace foliaire, au niveau où celle-ci se détache du système vasculaire central. Là encore, nous trouvons une analogie frappante entre les Inversicaténales et les Fougères actuelles ou fossiles.

IV. Caractères extérieurs de la fronde. — Nous ne possédons que peu de données sur la morphologie de la fronde des Inversicaténales. D'une manière générale, nous pouvons dire que les frondes d'Inversicaténales étaient grandes (type mégaphyllide), très découpées, fréquemment pourvues de poils ou d'expansions pluricellulaires et d'aphlebia laciniées, insérées à la base des pétioles secondaires; les parties limbaires étaient généralement très réduites ou nulles. A part ce dernier caractère l'aspect extérieur de la fronde

rappelle par conséquent plus ou moins les Fougères actuelles. Mais l'allure axiale des pétioles primaires de Zygoptéridées imprime évidemment à leurs frondes un caractère très particulier.

V. Anatomie de la fronde. — C'est par l'anatomie de leurs frondes que les Inversicaténales s'éloignent le plus des autres Fougères; nous avons indiqué, au début du chapitre III, les deux caractéristiques essentielles de leurs traces foliaires:

1^o Présence de pièces réceptrices, spécialisées en vue de l'émission des arcs sortants, destinés aux pétioles secondaires.

2^o Situation des pôles, qui est toujours inverse de la situation qu'ils occuperaient chez les autres Fougères.

La possession de ces deux caractéristiques rapproche l'une de l'autre les deux familles des Zygoptéridées et des Botryoptéridées et les oppose à toutes les autres Fougères. Elle nous oblige à créer pour elles un ordre spécial.

Nous avons vu que le mode de différenciation ligneuse constitue un caractère important des pétioles de Fougères. Il est indispensable d'examiner aussi les Inversicaténales à ce point de vue.

La différenciation ligneuse est nettement centrifuge, ou centrifuge et tangentielle, dans les pétioles de toutes les Botryoptéridées: *Botryopteris*, *Anachoropteris*, *Grammatopteris*: les pôles sont situés sur le bord antérieur des lames ligneuses. Le même caractère s'observe également dans les pétioles primaires de *Gyropteris* et de *Tubicaulis* et dans les pétioles secondaires de toutes les autres Zygoptéridées (voir p. 221, 222 et 227) sauf chez *Stauropteris*.

La nature de la différenciation ligneuse dans les pétioles primaires des Zygoptéridées est plus délicate à définir en raison même de leur structure axiale. On peut en effet supposer l'observateur placé soit au centre du stipe, soit au centre du pétiole primaire lui-même.

Si l'on suppose l'observateur placé comme d'habitude au centre du stipe, il est évident que dans la moitié postérieure de la trace foliaire, la différenciation ligneuse est centrifuge et tangentielle, tandis que dans la moitié antérieure, elle est centripète et tangentielle.

Si l'on suppose, au contraire, l'observateur placé dans l'axe du pétiole primaire, la différenciation ligneuse paraîtra centrifuge et tangentielle, mais en remarquant que l'aile des divergeants, qui constitue la portion de la pièce réceptrice, appelée antenne, subit généralement une inflexion marquée vers le centre.

En adoptant la première méthode d'appréciation, qui est la moins favorable, mais qui est la plus rationnelle, nous arrivons à la conclusion, que dans les pétioles primaires des Zygoptéridées, le bois primaire est en partie centrifuge et en partie centripète. Mais la réduction de la face antérieure de la trace foliaire, qui se

manifeste dans toute la famille, conduit à la suppression progressive du bois primaire centripète.

Dans l'ensemble des Inversicaténales, la trace foliaire tend par conséquent à être composée uniquement de bois primaire centrifuge comme chez les Fougères actuelles.

Chez les Inversicaténales, les pôles fondamentaux sont toujours en petit nombre: 1, 2 ou 4 au maximum; les pôles supplémentaires, quand il y en a, sont destinés aux arcs sortants. Un caractère propre aux Zygoptéridées est la présence d'une lame ligneuse, dépourvue de groupes de protoxylème (apolaire médiane) au centre de la trace foliaire. Ce caractère fait défaut chez la plupart des Fougères actuelles, qui ont habituellement un arc ligneux pourvu d'un grand nombre de pôles, tous semblables entre eux. Pourtant, il peut se rencontrer dans la trace foliaire de certaines Aspléniées, qui ne possèdent que quatre pôles (*Asplenium laserpitifolium*, fig. 10, p. 217).

L'ensemble de leurs caractères morphologiques et anatomiques justifient donc pleinement l'admission des Inversicaténales parmi les Fougères. Il n'est pas inutile d'ajouter que les caractères de leur appareil fructifère conduisent à la même conclusion. Les sporanges, à paroi composée de plusieurs assises de cellules, renferment un grand nombre de spores toutes semblables entre elles; ils sont sphériques dépourvus d'anneau et isolés à l'extrémité des ramifications de la fronde chez *Stauropteris*; ils sont groupés par quatre chez *Diplolabis*; ils sont en forme de massue, pourvus d'un anneau méridien complet pluricellulaire et groupés en touffes chez *Etapteris Lacattei*, où ils présentent leur maximum de différenciation. Chez les *Botryopteris* enfin, les sporanges rappellent ceux d'*Etapteris*. Ils sont pyriformes, faiblement allongés et pourvus d'une bande élastique pluricellulaire, qui n'est développée que d'un seul côté. Ils sont généralement groupés en masses compactes; les sporanges les plus extérieurs étaient stériles. Les sporanges des Botryoptéridées ont été comparés surtout à ceux des Osmondacées.

Mais pour l'observateur impartial, l'appareil fructifère des Inversicaténales, de même que leur fronde, a évolué pour lui-même, s'élevant des formes simples aux formes les plus perfectionnées, tantôt par groupement des sporanges, tantôt par différenciation de leur paroi. Il offre en définitive tous les caractères d'un appareil filicinéen¹⁾ et il permettra sans doute, quand il sera connu chez un plus grand nombre de types, de tracer aussi plusieurs rameaux parallèles à l'intérieur de la famille des Zygoptéridées.

¹⁾ On trouvera des renseignements plus complets sur les sporanges des Inversicaténales, dans les *Studies in Fossil Botany* de M. D. H. Scott et dans les *Fossil Plants* de M. A. C. Seward.

Chapitre V.

L'étoile libéro-ligneuse filicinéenne.

Sommaire.

1. Observations préliminaires sur les stipes de *Clepsydropsis*.
2. Structure des *Cladoxylon*.
3. Structure du stipe de l'*Astropteris noveboracensis*.
4. Caractères de l'étoile libéro-ligneuse filicinéenne.
5. La forme la plus différenciée du système étoilé. — Les stipes d'*Astrochlaena*.
6. Le stipe du *Zygopteris Kidstoni*.
7. Théorie de l'étoile libéro-ligneuse et de la condensation.
8. Théorie de la protostèle.
9. Résumé.

Les Inversicaténales les plus anciennes sont aussi les plus anciennes Filicinées que nous connaissons. A leur étude se rattachent plusieurs problèmes anatomiques et phylogéniques, dont la solution est encore actuellement très incertaine. La structure de leurs stipes s'éloigne beaucoup du type moyen que nous avons décrit au chapitre IV.

Ces formes anciennes font partie de la famille des Zygoptéridées; elles se nomment: *Clepsydropsis*, *Astropteris noveboracensis*, *Metaclepsydropsis paradoxa*. Elles proviennent probablement toutes les trois du Dévonien supérieur. Les *Clepsydropsis* ont été trouvés d'abord dans les schistes à Cypridines de Saalfeld en Thuringe, puis aux environs de Semipalatinsk, dans la steppe des Kirghizes; on les a rapportés longtemps au Culm inférieur; M. de Solms-Laubach les range maintenant dans le Dévonien supérieur.¹⁾ Ils sont certainement aussi anciens, que l'*Astropteris noveboracensis*, qui provient du Portage group de Milo (Etat de New-York).

Le *Metaclepsydropsis paradoxa* est associé à Saalfeld au *Clepsydropsis antiqua*; sa trace foliaire est analogue à celle de *M. duplex*, mais le stipe n'étant pas connu, nous n'insisterons pas davantage sur cette espèce.

La famille des Botryoptéridées n'a pas fourni jusqu'à présent de type plus ancien, que le *B. antiqua* du Culm, dont il a été question au chapitre précédent.

¹⁾ H. zu Solms-Laubach, Die Bedeutung der Paläophytologie für die systematische Botanik. Mitt. d. Philom. Gesell. in Els.-Lothr., Bd. III. 1906.

1. Observations préliminaires sur les stipes de *Clepsydropsis*.

Nous avons décrit plus haut les pétioles de *Clepsydropsis*, qui sont caractérisés par la simplicité de leur trace foliaire. Les stipes, que nous leur rapportons, étaient connus depuis longtemps; mais leur relation éventuelle avec les *Clepsydropsis* avait passé inaperçue. Il se présentent sous des aspects variés et ont été décrits par Unger¹⁾ sous plusieurs noms différents, qu'il n'est pas nécessaire de rappeler ici. Nous retiendrons seulement les termes de *Cladoxylon*, *Arctopodium*, *Hierogramma* et *Syncardia*. Le premier terme doit être conservé provisoirement pour désigner les organes, que nous considérons comme les stipes de *Clepsydropsis*; les trois autres s'appliquent à des formes particulières des mêmes stipes.

À côté des *Cladoxylon*, il convient de mentionner d'autre part les genres *Völkelia* et *Steloxylon*, qui sont encore insuffisamment connus. *Völkelia refracta* est très probablement voisin des *Cladoxylon*; il offre une grande ressemblance avec le *Cl. dubium* (= *Cl. taeniatum*). *Steloxylon Ludwigii* a été rapproché des Médullosées par M. de Solms-Laubach, à cause de ses vaisseaux ponctués et de la nature des rayons parenchymateux du bois.²⁾ Dans les trois genres: *Cladoxylon*, *Völkelia* et *Steloxylon*, le système vasculaire est fragmenté en un grand nombre de massifs rayonnants, composés en partie de bois secondaire. C'est sur ce caractère commun, qu'est basée la famille des *Cladoxylées*, groupe mal défini, qu'il y a peut-être intérêt à conserver, jusqu'à ce que les relations réciproques des trois genres soient mieux connues.

La question des pétioles des *Cladoxylon* est aujourd'hui encore fort discutée. Cela tient à l'état de conservation de ces stipes, qui sont généralement très décortiqués, de sorte qu'il n'est pas possible de suivre les traces foliaires, jusqu'au niveau où elles revêtent leurs caractères différentiels. M. de Solms-Laubach, qui a consacré un important mémoire aux végétaux de Saalfeld, n'admet pas que les *Clepsydropsis* soient les pétioles des *Cladoxylon*; il tend à considérer les formes *Hierogramma* et *Syncardia* comme les véritables pétioles.³⁾

La connexion des pétioles de *Clepsydropsis* avec les stipes de *Cladoxylon* me paraît néanmoins probable. En attendant la découverte

¹⁾ Richter et Unger, Beitrag zur Paläontologie des Thüringer Waldes. Denkschr. d. k. k. Akademie zu Wien, math.-naturw. Kl., Vol. XI. 1856.

²⁾ H. zu Solms-Laubach, Über die in den Kalksteinen des Kulm von Glätzisch-Falkenberg in Schlesien erhaltenen strukturbietenden Pflanzenreste. IV. *Völkelia refracta*, *Steloxylon Ludwigii*. Zeitschr. f. Botanik, 2^eme année, 1910, fasc. 8.

³⁾ H. zu Solms-Laubach, Über die seinerzeit von Unger beschriebenen strukturbietenden Pflanzenreste des Unterkulm von Saalfeld in Thüringen. Abh. d. Kgl. Preuß. geol. Landesanstalt, neue Folge, Heft 23. 1896.

de documents démonstratifs, je crois utile de mentionner les principaux faits sur lesquels se base mon opinion¹⁾:

1° Il y a identité de structure entre les boucles périphériques des *Clepsydropsis* et celles des *Cladoxylon*; de part et d'autre ces boucles donnent naissance à des anneaux ligneux sortants. Ce caractère anatomique est tellement particulier, qu'il suffit, croyons-nous, à établir une étroite parenté entre les deux types.

2° Sur la préparation No. 435 de la collection Unger de Paris, on observe indépendamment des traces foliaires annulaires, une trace foliaire en clepsydre, en connexion avec le stipe de *Cladoxylon mirabile* (Echantillon type d'Unger).

3° Le stipe d'*Arctopodium radiatum* est entouré de plusieurs pétioles et de leurs ramifications. La plupart des pétioles possèdent une trace foliaire annulaire, plus ou moins aplatie, analogue à celle des pétioles secondaires de *Clepsydropsis*.

4° Enfin un argument indirect mais très fort nous est fourni par l'*Asteropteris noveboracensis*, qui est un stipe en connexion avec des traces foliaires de Zygoptéridée. La présence de boucles périphériques à l'extrémité des branches de l'étoile ligneuse, indique de très grandes analogies entre l'*Asteropteris* et l'*Arctopodium radiatum*.

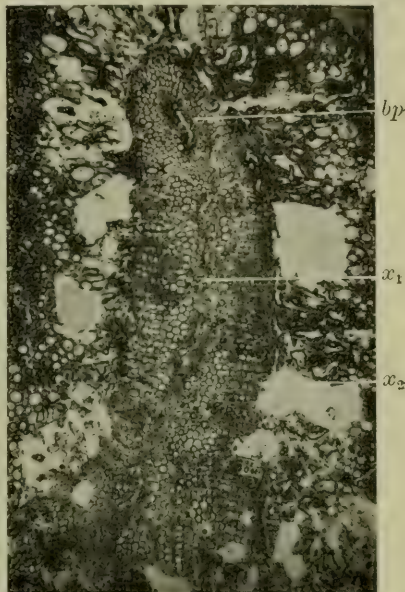


Fig. 36. *Cladoxylon mirabile* Unger. — Une lame ligneux réparatrice. bp, boucle périphérique; x₁, lame ligneuse primaire; x₂, bois secondaire. (× 17)

2. Structure des *Cladoxylon*.

La structure des *Cladoxylon* diffère complètement de tout ce que nous avons rencontré jusqu'ici: soit chez les Osmondacées, soit chez les Inversicaténales. Pour trouver une structure analogue, il faudrait

¹⁾ P. Bertrand, Note sur les stipes de *Clepsydropsis*. C. R. Acad. d. Sciences Paris. 16 Nov. 1908.

Ibid., Observations sur les Cladoxylées. Congrès de l'Assoc. Franç. Avanc. d. Sc. Dijon. Aout 1911.

sortir de la classe des Filicinées et chercher parmi les Lycopodiacees actuelles. Le système vasculaire appartient en effet à la catégorie des masses libéro-ligneuses radiées. Il comprend un grand nombre de lames ligneuses disposées radialement (environ 18 à 24). Chaque lame est constituée par une bande médiane de bois primaire; elle est tapissée sur tout son pourtour par un bois secondaire épais, bien caractérisé (fig. 36 et 38). L'*Arctopodium radiatum* est un *Cladoxylon* à bois secondaire réduit ou nul (fig. 37). Le bois secondaire ne manque pourtant jamais tout à fait; on en retrouve des traces très nettes dans les plus petits *Cladoxylon* (formes dites: *Syncardia*).

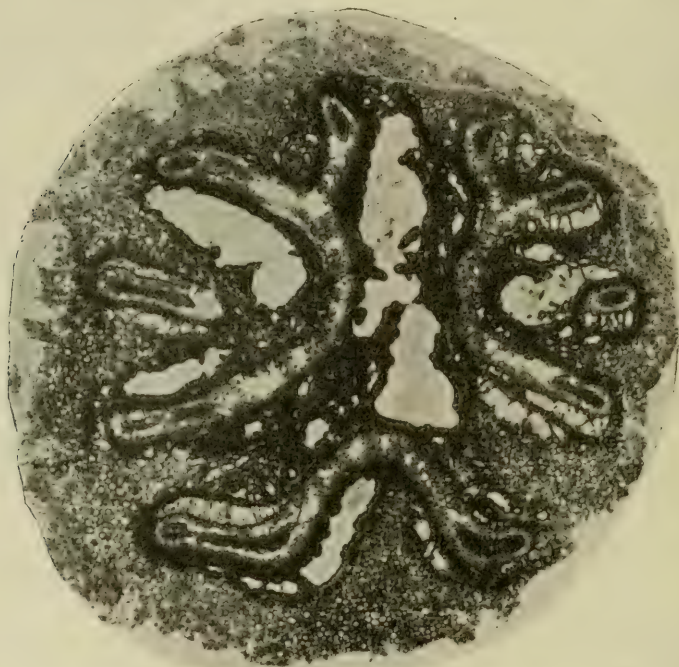


Fig. 37. *Cladoxylon insigne*, forme *Hierogramma*. (= *Arctopodium insigne* Unger.)
Exemple de *Cladoxylon* à symétrie bilatérale et sans bois secondaire. (× 14.)

Les lames ligneuses se divisent ou s'anastomosent irrégulièrement vers le centre de figure de l'organe. L'aspect de la région anastomotique centrale est donc variable suivant le niveau de la section et suivant les espèces considérées: chez *Cl. taeniatum*, les lames ligneuses tendent à se fragmenter en plusieurs massifs, qui restent alignés radialement. Chez *Cl. mirabile*, au contraire, les lames ligneuses demeurent continues et semblent souvent se couper au centre de l'organe. Le même caractère s'observe chez *Arctopodium radiatum*.

Souvent encore, les lames ligneuses s'unissent deux à deux pour former des U ou des V (fig. 37).

Les massifs internes sont toujours dépourvus de protoxylème. La partie intéressante du système vasculaire est constituée seulement par l'extrémité externe des lames ligneuses. Chacune d'elles présente en section transversale l'aspect d'une boutonnière; il y a là une véritable boucle périphérique, analogue à celles de *Clepsydropsis*; la boucle est remplie par des fibres primitives à parois minces; elle est pourvue d'éléments de protoxylème.

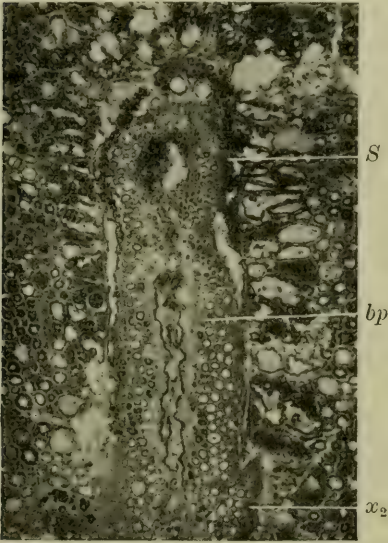


Fig. 38. *Cladoxylon mirabile* Unger. — Lame ligneuse réparatrice donnant naissance à une trace foliaire. S, anneau sortant; bp, boucle périphérique; x₂, bois secondaire. (× 28.)

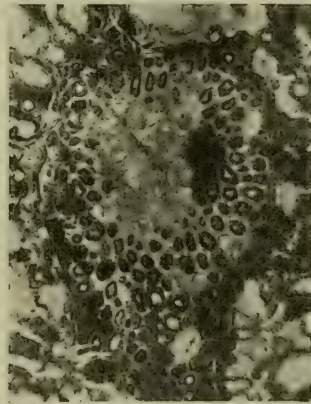


Fig. 39. *Cladoxylon mirabile* Unger. — Trace foliaire sortante à l'état annulaire. (× 62.)

Toutes les boucles périphériques donnent naissance à des anneaux ligneux sortants. Dans beaucoup de cas (par ex: chez *Arctopodium radiatum* et *Cladoxylon Solmsi*), on constate que plusieurs anneaux sortants se rendent simultanément dans un organe latéral; il est à peu près certain, que, si l'on pouvait suivre cet organe assez haut, on le verrait prendre la structure d'un *Hierogramma*, conformément à l'opinion exprimée par M. de Solms-Laubach.¹⁾ Dans d'autres cas, nous croyons que chaque anneau sortant a la valeur d'une trace foliaire; en s'élevant dans le pétiole auquel il est destiné, chaque

¹⁾ H. de Solms-Laubach, loc. cit.

anneau devrait alors s'aplatir tangentiellement et revêtir progressivement les caractères de la trace foliaire en clepsydre (fig. 40): masse ligneuse ovale pourvue d'une boucle périphérique à chaque extrémité.¹⁾ Malheureusement, cette transformation n'a pas encore pu être observée. Les traces foliaires sont probablement verticillées avec alternance d'un verticille au suivant.

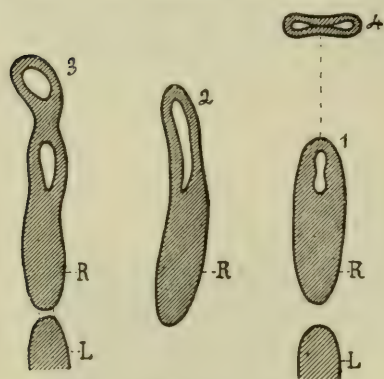


Fig. 40. *Cladoxylon taeniatum* Unger sp. — Fragment du système vasculaire. Dessin schématique, destiné à montrer le mode supposé d'émission des traces foliaires. L, L, lames ligneuses centrales, apolaires; R, R, lames ligneuses réparatrices, pourvues chacune d'une boucle périphérique; 1, 2, 3, 4, états successifs de la trace foliaire.

Hierogramma et *Syncardia*. Il est certain également, que les deux dernières sont produites par la ramification des premières. Mais le mode de ramification n'est pas encore entièrement élucidé.

Si les *Hierogramma* et les *Syncardia* ont réellement la valeur de pétioles, comme l'admet M. de Solms, les *Cladoxylon* devraient être rapprochés des Phanérogames; les vrais stipes de *Clepsydropsis* seraient encore inconnus. On voit par ce bref aperçu, que les *Cladoxylon* constituent par eux-mêmes un problème très délicat à résoudre, à cause de leur état fragmentaire. Pratiquement le problème des *Cladoxylon* reste entier, puisque le mode de ramification de ces organes n'est pas encore exactement connu. C'est donc seulement à titre provisoire, que nous pouvons les considérer ici comme les stipes de *Clepsydropsis*.

Les *Hierogramma* sont des *Cladoxylon* avec ou sans bois secondaire, caractérisés par leur symétrie bilatérale très nette et par leurs fréquentes divisions. Certains exemplaires sont en voie de dichotomie. Le nombre des lames ligneuses est remarquablement constant, oscillant seulement entre 8 et 10 (voir fig. 37).

Les *Syncardia* sont analogues aux *Hierogramma*, mais plus petits; comme eux, ils ont un plan de symétrie dorsiventral; nous connaissons cependant un exemplaire avec symétrie radiaire.

Il est déjà certain, qu'une même espèce possède à la fois des stipes appartenant aux quatre formes: *Cladoxylon*, *Arctopodium*,

¹⁾ Nous avons vu que la trace foliaire en clepsydre des pétioles de *Clepsydropsis* se ramifie en donnant des anneaux sortants, destinés aux pétioles secondaires.

3. Structure du stipe de l'*Asteropteris noveboracensis*.

Le stipe de l'*Asteropteris noveboracensis*¹⁾ possède un système vasculaire analogue à celui de l'*Arctopodium radiatum*, mais toutes ses parties sont unies invariablement entre elles; on a donc en section transversale une étoile ligneuse continue, à branches irrégulièrement ramifiées (fig. 40). On compte à la périphérie environ 12 lames ligneuses. Chacune d'elles est pourvue à son extrémité d'une boucle périphérique allongée radialement, mais plus petite que chez *Arctopodium*.

Les lames ligneuses sont parfaitement homogènes sur toute leur étendue; elles sont composées jusqu'au centre de l'étoile de trachéides à ornementation réticulée.



Fig. 41. *Asteropteris noveboracensis* Dawson. — Section transversale du stipe, montrant l'étoile ligneuse, entourée de traces foliaires.
D'après l'échantillon original de Dawson.

Les frondes de l'*Asteropteris* sont verticillées avec superposition d'un verticille au suivant. La trace foliaire est plus compliquée que celle du *Clepsydropsis antiqua*; elle est émise sous forme annulaire aux dépens d'une boucle périphérique; elle passe par un état clepsydroidé; plus haut, elle se montre pourvue, semble-t-il, de quatre boucles périphériques au lieu de deux; nous ne savons pas ce que deviendrait la trace foliaire à son plein épanouissement dans le pétiole primaire. Ces premières données révèlent déjà une très grande affinité entre l'*Asteropteris* et les *Cladoxylon*; elles ne sont pas suffisantes pour préciser davantage la position de l'*Asteropteris* par rapport aux autres genres de la famille des Zygoptéridées.

¹⁾ Nous devons la connaissance de ce stipe à Dawson. J'ai pu récemment, préciser certains points de la structure de l'*Asteropteris* grâce à M. le Professeur Frank Adams, qui a bien voulu m'envoyer en communication une partie de l'échantillon type, figuré par Dawson. Je tiens à exprimer ici à M. Frank Adams, ma très vive reconnaissance.

J. W. Dawson, On New Erian Devonian Plants. Quart. Journ. of the Geol. Soc., Vol. 37, Londres 1881, p. 299, Pl. XII, fig. 1 à 9.

4. Caractères de l'étoile libéro-ligneuse filicinéenne.

Le système vasculaire des *Cladoxylon* et de l'*Asteropteris* constitue une forme vraiment nouvelle, sans analogue dans la classe des Filicinées. Nous appellerons cette forme : masselibéro-ligneuse étoilée ou plus simplement étoile libéro-ligneuse. L'étoile est continue chez *Asteropteris*; elle est dispersée chez les *Cladoxylon*; elle serait compacte chez le *Zygopteris Kidstoni*, dont nous parlerons plus loin. Ce sont là des variantes d'un même type.

Dans le système étoilé, chaque lame ligneuse rayonnante a la valeur d'une réparatrice simple; elle a pour rôle de fournir toutes les traces foliaires situées sur la même génératrice. Les lames réparatrices s'anastomosent entre elles radialement, c'est à-dire au centre de figure du stipe, et non latéralement. Il n'y a pas de brèches foliaires. Ce sont là des caractères archaïques, bien différents de ceux, que nous avons rencontrés au début dans le réseau tubulaire, pourvu de brèches foliaires, des Osmondacées récentes. On se souvient que chez ces dernières, la coopération de deux massifs réparateurs est indispensable pour la production des traces foliaires situées sur une même génératrice. Les massifs réparateurs alternent avec les génératrices foliaires.

Cette remarque suffit à écarter toute velléité de comparaison entre les *Cladoxylon* et les Fougères dites polycycliques (Psaroniées, Marattiées). Le système vasculaire des Fougères polycycliques dérive d'un anneau discontinu par complication et addition de systèmes internes. Le système vasculaire des *Cladoxylon* a une origine toute différente; il résulte d'une dispersion, s'opérant sur une étoile libéro-ligneuse, dispersion qui est en rapport avec le gros volume de ces stipes.

Les *Cladoxylon* et l'*Asteropteris* offrent un autre caractère archaïque: c'est la présence de groupes de protoxylème, appartenant en propre au stipe et ne représentant pas seulement le prolongement des cordons de protoxylème descendus des traces foliaires. Ces pôles sont intérieurs au bois et situés au voisinage de la périphérie; le bois primaire centrifuge est donc très réduit; la grande masse du bois primaire est franchement centripète (non pas centripète et tangentielle).

La disposition verticillée des appendices paraît être également un caractère primitif.

5. La forme la plus compliquée de l'étoile libéro-ligneuse. — Les stipes d'*Asterochlaena*.

Avant de passer à l'étude du *Zygopteris Kidstoni*, il est nécessaire de décrire rapidement les stipes d'*Asterochlaena*, chez lesquels l'étoile

libéro-ligneuse semble atteindre son plus haut degré de différenciation. Les *Asterochlaena* proviennent des tufs permien de Neu-Paka (Bohême) et de Chemnitz (Saxe). Ils représentent par conséquent des formes relativement très jeunes de Zygoptéridées. Néanmoins par la simplicité de leurs traces foliaires et par les caractères anatomiques de leurs stipes, ils se relient directement aux *Cladoxylon* et à l'*Asteropteris*; ils offrent certains perfectionnements, qui dénotent un état d'évolution plus avancé, mais dans l'ensemble, ils sont caractérisés par la persistance d'une structure primitive.

Au point de vue morphologique, ils rappellent les stipes des Osmondacées; ils étaient dressés et possédaient un épais revêtement, constitué par les bases des pétioles et par des racines bipolaires.

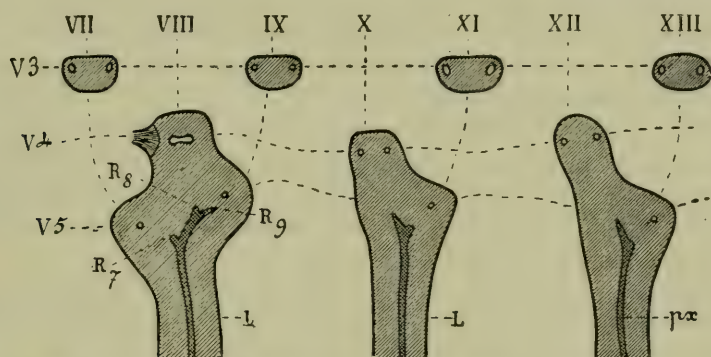


Fig. 42. *Asterochlaena laxa*, var. *Solmsi* P. Bertrand. — Développement schématique d'une partie de l'étoile ligneuse, montrant une branche trilobée et deux branches bilobées. *L*, *L'*, portion anastomotique des lames ligneuses; *R*₇, *R*₈, *R*₉, trois lames ligneuses réparatrices courtes, constituant par leur réunion une branche trilobée; *V*₃, *V*₄, *V*₅, trois verticilles foliaires successifs; VII, VIII, IX XIII, génératrices foliaires; *px*, bande médiane de protoxylème.

Les frondes étaient verticillées avec alternance d'un verticille au suivant. La trace foliaire est analogue à celle des *Clepsydropsis*; elle s'en distingue par la perte du plan de symétrie accessoire et par le rejet des boucles périphériques vers la face postérieure (fig. 45); les pétioles secondaires s'inséraient en effet sur la face postérieure ou inférieure du pétiole primaire, fait dont nous n'avons pas encore l'explication.

Le système vasculaire du stipe est une étoile libéro-ligneuse à branches irrégulièrement ramifiées.¹⁾ L'agencement des branches de l'étoile, c'est-à-dire l'aspect de la région anastomotique centrale, est très semblable à ce que nous avons vu chez l'*Asteropteris noveboracensis*. Mais chez *Asterochlaena*, les branches de l'étoile ne sont pas simples, elles sont toutes bilobées ou trilobées à leur extrémité. Cela

¹⁾ P. Bertrand, Structure des stipes d'*Asterochlaena laxa* Stenzel. Mém. Soc. Géol. du Nord, t. VII, mém. No. 1. 1911.

tient à ce que chaque branche alimente non pas une, mais deux ou trois génératrices foliaires (fig. 42 et 46 p. 268). Les branches unilobées, c'est-à-dire les branches, qui n'alimenteraient qu'une génératrice foliaire comme chez *Asteropteris*, sont exceptionnelles. Ainsi chez *Asterochlaena*, chaque branche de l'étoile est équivalente suivant les cas à deux ou à trois lames ligneuses réparatrices courtes, soudées ensemble. Ce dispositif représente une condensation du système primitif, réalisé chez les *Cladoxylon* et chez *Asteropteris*.

D'autre part, la présence d'une moëlle mixte au centre de l'étoile et la présence de bandes de protoxylème, occupant la région moyenne de toutes les branches de l'étoile, révèlent une complication plus grande. Il n'y a plus de boucles périphériques, mais les bandes médianes de protoxylème paraissent résulter de l'allongement considérable des boucles périphériques jusqu'au centre de l'étoile. Les pôles sortants, destinés aux traces foliaires, prennent naissance à l'extrémité des bandes de protoxylème.

Les stipes d'*Asterochlaena* sont donc pourvus d'éléments de protoxylème, leur appartenant en propre, caractère que nous avons trouvé également chez *Asteropteris* et *Cladoxylon*. La situation des ces éléments toutefois est telle, que la différenciation ligneuse devient ici franchement centrifuge à l'intérieur même du stipe.

La structure des racines bipolaires et leur insertion sur les flancs des traces foliaires sortantes rappellent les Osmondacées (*R*, fig. 45).

6. Le stipe du *Zygopteris Kidstoni*.

On peut rapprocher de l'*Asteropteris noveboracensis*, le *Zygopteris Kidstoni*, trouvé par M. R. Kidston dans le Culm du Berwickshire. Le système vasculaire est ici très simplifié (fig. 43); l'étoile ligneuse est compacte, car elle se réduit à 5 branches relativement courtes, largement soudées entre elles; elle est homogène, car le centre est plein, composé des mêmes vaisseaux scalariformes que la périphérie. Chaque branche est encore pourvue d'une boucle périphérique, qui tend à s'allonger tangentiellement; la formation des boucles périphériques est très probablement ici en relation directe avec l'émission des traces foliaires. Celles-ci sont disposées suivant le cycle $\frac{2}{5}$.

La fronde n'est pas connue, mais l'aspect général du stipe et la structure des boucles périphériques suggèrent un rapprochement avec le genre *Ankyropteris*. Le passage du *Z. Kidstoni* à l'*A. Grayi* pourrait d'ailleurs s'accomplir facilement en supposant que le centre de l'étoile au lieu de demeurer plein, tombe à l'état de moëlle mixte. Chez le premier type, les lames ligneuses réparatrices étaient placées en face des génératrices foliaires; chez le second, par division longitu-

dinale des cinq branches de l'étoile, on arrive à réaliser cinq lames ligneuses réparatrices en forme d'U, alternant avec les génératrices foliaires (Voir Chap. IV, p. 244). Le cycle n'a pas changé.

Nous avons indiqué plus haut les réserves, qu'il y a lieu de faire sur la parenté du *Z. Kidstoni* avec le genre *Ankyropteris*. Il n'en est pas moins curieux de constater qu'une forme aussi différenciée qu'*A. Grayi*, comparable aux types les plus modernes des Osmondacées, peut être dérivée directement et très simplement d'une forme archaïque comme le *Z. Kidstoni*. Il suffit pour cela d'admettre, que la médullation de l'étoile libéro-ligneuse peut s'opérer de la même façon que celle de la „protostèle“.

Nous avons vu que le genre *Ankyropteris* renferme à côté d'*A. Grayi*, des espèces comme *A. corrugata* et *Botrychioxylon*, que la structure de leurs traces foliaires oblige à classer dans le même genre, mais qui possèdent dans leur stipe un cylindre ligneux plein ou avec moëlle mixte. Cette forme de système vasculaire peut être également dérivée d'une étoile ligneuse, dont les branches auraient subi un raccourcissement considérable.

L'hypothèse d'une réduction nous permettrait de relier entre elles d'une manière simple les différentes espèces du genre *Ankyropteris* et d'expliquer leurs analogies avec le *Zygopteris Kidstoni*. Cette hypothèse suppose que l'étoile libéro-ligneuse est la forme primitive du système vasculaire des *Ankyropteris*.

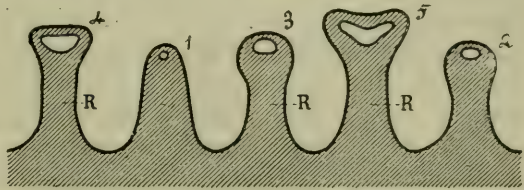


Fig. 43. *Zygopteris Kidstoni* P. Bertrand. — Développement schématique de l'étoile ligneuse toute entière. R, R, lames ligneuses réparatrices, placées en face des génératrices foliaires; 1, 2, 3, 4, 5, états successifs de la trace foliaire sortante.

7. Théorie de la condensation.

Les considérations précédentes ne s'appliquent pas seulement au genre *Ankyropteris*, mais à toute la famille des Zygoptéridées. Elles sont contraires aux idées généralement admises par la plupart des paléobotanistes; je ne me dissimule pas leur caractère hypothétique. J'estime cependant qu'il y a là un problème des plus intéressants à résoudre, problème qui s'impose à notre attention dans l'état actuel de nos connaissances sur la famille des Zygoptéridées.

Il est très remarquable en effet de constater, que les trois types les plus anciens de cette famille, ou du moins les seuls types vraiment

anciens, qui nous soient connus pour l'instant, offrent tous dans leur stipe une masse libéro-ligneuse étoilée. De ces trois types, les *Clepsydropsis* par la simplicité de leur trace foliaire semblent les plus primitifs de toutes des Zygoptéridées.¹⁾ Les principales séries de formes, que nous avons signalées, *Diplolabis*, *Stauropteris*, *Ankyropteris*, sont incontestablement issues d'ancêtres, chez lesquels la trace foliaire présentait une masse ligneuse bipolaire; chez toutes ces formes en effet, la trace foliaire traverse un état clepsydroïde en rentrant dans le stipe. Cela revient à dire, que les ancêtres en question devraient être classés dans le même genre que les *Clepsydropsis* que nous connaissons, ou au moins dans leur voisinage immédiat.

D'autre part, les *Clepsydropsis* ne sont pas isolés, puisqu'il y a à côté d'eux l'*Asteropteris* et le *Zygopteris Kidstoni*. Cela nous autorise à prévoir l'existence dans le Dévonien supérieur d'un groupe de Fougères important, possédant des caractères analogues à ceux des *Cladoxylon*.

L'idée de considérer la forme étoilée comme la forme primitive du système vasculaire chez toutes les Zygoptéridées se trouve dès lors justifiée par un certain nombre de faits. Elle mérite d'être discutée et les recherches effectuées en vue de la vérifier ne pourront être que fructueuses.

Cette idée entraîne une conséquence importante: le cylindre ligneux plein, autrement dit la protostèle, et ses variantes seraient dérivés par condensation d'un système étoilé. Ainsi s'expliquerait la structure moyenne du stipe, que nous avons rencontrée simultanément chez *Diplolabis*, *Metaclepsydropsis*, *Ankyropteris corrugata*, *Tubicaulis*, types que la structure de leurs traces foliaires nous a conduit à placer dans des séries très différentes.

La théorie de l'étoile libéro-ligneuse s'étendrait enfin à la souche commune des Inversicaténales. La famille des Botryoptéridées est d'apparition notablement plus récente que celle des Zygoptéridées; l'espèce la plus ancienne que nous connaissons est le *B. antiqua*, dont le stipe est pourvu d'un cylindre ligneux plein à pôle central. Cette structure dénoterait, non pas un état primitif, mais une condensation très avancée du système vasculaire.

L'étoile libéro-ligneuse primitive, était-elle continue ou composée en réalité d'un certain nombre de massifs rayonnants, disposés sur un même cercle? Il paraît difficile de préciser ce point. Certes, il n'est pas douteux, que chez *Cladoxylon taeniatum* et *Cl. mirabile*, l'étoile libéro-ligneuse a subi une véritable dispersion radiale en

¹⁾ M. Bower remarque avec raison, que les types les plus anciens que nous connaissons dans une famille donnée, ne sont pas nécessairement des types primitifs.

F. O. Bower, The origin of a land flora, 1908, p. 424.

rapport avec le gros volume de ces stipes; mais les formes plus petites comme *Syncardia* possèdent, elles aussi, un système étoilé discontinu. Cependant le genre *Clepsydropsis*, pourrait avoir renfermé des formes avec système vasculaire continu.

La disposition verticillée et le grand nombre des appendices chez *Cladoxylon* et *Asteropteris* paraissent être des caractères primitifs. On peut imaginer que *Z. Kidstoni* et *Ankyropteris Grayi* sont dérivés de formes analogues par réduction du nombre des branches de l'étoile et par diminution de leur longueur. En même temps la disposition verticillée aurait fait place à une disposition spiralée (cycle $\frac{2}{5}$).

Il est à remarquer que la condensation d'un système vasculaire étoilé s'accorderait assez bien avec la disparition du bois secondaire et avec celle du bois primaire centripète chez les Fougères plus récentes. Si l'on considère, la position du bois secondaire sur les flancs et à la partie antérieure des lames ligneuses rayonnantes chez *Cladoxylon*, on comprend sans peine comment ce tissu a pu disparaître lors d'une condensation des différents massifs au centre du stipe. Le bois secondaire se retrouve il est vrai chez *Botrychioxylon*, mais ce sont les parties périphériques de ce tissu, qui ont subsisté et pris un grand développement; le bois primaire, enfermé au centre du système a subi au contraire une réduction: une condensation, considérable.

Le déplacement des pôles vers le centre de figure de l'organe, ou si l'on veut la pénétration de plus en plus profonde des pôles rentrants, chez *Botryopteris*, *Metaclepsydropsis*, *Diplolabis*, *Asterochlaena* etc., montre comment la différenciation ligneuse, d'abord en partie centrifuge et en partie centripète, tend à devenir franchement centrifuge; ce phénomène paraît être également en rapport avec la condensation du système.

Enfin la condensation préalable du système vasculaire ne s'opposerait nullement à sa différenciation ultérieure, c'est-à-dire à sa transformation en anneau discontinu, avec brèches foliaires.¹⁾

8. Théorie de la protostèle.

La théorie de l'étoile libéro-ligneuse tient compte de tous les faits connus actuellement sur les Inversicaténales. Elle permet d'interpréter et d'harmoniser les résultats obtenus séparément par l'étude de la trace foliaire et par celle du stipe. Si séduisante pourtant que soit cette théorie, elle ne saurait être considérée comme

¹⁾ La théorie de l'étoile libéro-ligneuse a été présentée pour la première fois, dans: P. Bertrand, Structure des stipes d'*Asterochlaena laxa* Stenzel. 1911.

La théorie de la protostèle, à quelques variantes près, paraît acceptée par la plupart des auteurs anglais.

définitivement établie. Il est indispensable d'examiner maintenant d'un point de vue tout différent, les faits mêmes sur lesquels elle se base.

Les études d'anatomie comparée ont conduit beaucoup de botanistes à supposer, que la forme la plus primitive du système vasculaire chez les végétaux supérieurs était un cylindre ligneux plein homogène, avec liber périphérique. C'est là une tendance très générale de l'époque présente, tendance qui se trouve exprimée dans un grand nombre de travaux de valeur. Nous bornerons notre exposé au cas des Fougères.

Il paraît bien établi, que les formes les plus perfectionnées du système vasculaire caulinaire, que l'on observe chez les Fougères récentes, résultent de la transformation d'une protostèle, c'est-à-dire d'un cylindre ligneux plein avec liber périphérique. L'étude des Osmondacées fossiles nous en a fourni une démonstration partielle, très approchée.

La médullation du cylindre ligneux a pu varier suivant les groupes considérés, comme M. le Professeur Bower l'a fait observer. Elle a pu se produire tantôt par différenciation interne, tantôt par intrusion du tissu cortical; mais le point de départ est resté le même pour toutes les séries.

La protostèle est donc, à n'en pas douter, une forme primitive. Pour beaucoup d'auteurs, elle est non seulement primitive, c'est encore la plus primitive, que l'on puisse concevoir. Ici nous quittons de nouveau le terrain des faits pour entrer dans le domaine des hypothèses, car si simples et si primitives, que soient les Inversicaténales dévoniennes, nous ne connaissons pas encore les Fougères les plus primitives de toutes, celles qui mériteraient vraiment le nom de Primofilices, proposé par M. Arber, ou celui de Cœnoptéridées, proposé par M. Seward; or c'est précisément sur le système vasculaire de ces formes encore inconnues, que nos raisonnements sont échaffaudés.

Tous les auteurs s'accordent pour attribuer à la protostèle originelle une structure homogène. Elle serait composée toute entière de vaisseaux scalariformes pour les uns, de vaisseaux réticulés pour M. W. T. Gordon¹⁾ qui estime ce second mode d'ornementation, plus primitif que le premier.

Les opinions diffèrent, quant à la position des groupes de protoxylème dans le cylindre ligneux primitif. Pour MM. Kidston et Gwynne Vaughan, la protostèle chez les ancêtres des Osmondacées permienues devait être pourvue sur toute sa périphérie d'éléments de

¹⁾ W. T. Gordon, Structure and affinities of *Metaclepsydropsis duplex*, loc. cit. p. 183.

protoxylème, constituant une couronne continue.¹⁾ Les auteurs de cette hypothèse ont été manifestement influencés par la convergence progressive, qui semble s'accuser, quand on remonte dans la série des formes anciennes, entre le système vasculaire des Filicinées et celui des Lycopodiniées.

Pour M. Tansley, il est impossible d'imaginer les cordons de protoxylème ailleurs qu'au centre de figure du système.²⁾ En corrélation avec cette hypothèse, M. Tansley suppose en outre que la fronde avait primitivement la valeur d'un stipe modifié et offrait par conséquent comme le stipe une masse ligneuse pleine à pôle central. Le système vasculaire caulinaire du *Botryopteris antiqua* serait évidemment, d'après M. Tansley, la forme la plus primitive, que l'on puisse observer dans la fronde et dans le stipe des Filicinées.

Enfin, il y aurait une troisième hypothèse: ce serait que dans la forme primitive du système vasculaire, les pôles soient intérieurs au bois primaire, mais situés au voisinage de la périphérie. C'est, à notre avis, l'hypothèse la plus vraisemblable en l'état actuel de nos connaissances, celle qui paraît le mieux en accord avec la structure des *Cladoxylon* et de l'*Asteropteris*; elle tient compte aussi des structures rencontrées chez les Sphénophyllées. Mais quelle que soit l'hypothèse adoptée pour la situation des pôles, cela n'apporte qu'une modification accessoire à la théorie de la protostèle.

L'essentiel est de savoir si cette théorie est encore vraie dans le cas des Inversicaténales anciennes. Il faut pour cela de toute nécessité admettre que l'étoile libéro-ligneuse n'est pas une forme primitive, mais une forme dérivée: Nous ne connaissons pas les formes vraiment primitives de la famille des Zygoptéridées. *Cladoxylon*, *Asteropteris*, *Asterochlaena*, représenteraient seulement un rameau latéral différencié de bonne heure aux dépens de la souche mère de tout le groupe, souche encore inconnue. — *Z. Kidstoni*, et les *Ankyropteris*, représenteraient un autre rameau latéral voisin du précédent. C'est cette hypothèse, que j'ai essayé de traduire dans toute la partie droite du tableau II, p. 224.

La protostèle serait susceptible par conséquent de subir deux processus de différenciation bien distincts. Dans le processus le plus habituel, la protostèle se transformerait en tube, puis en réseau, avec cordons réparateurs alternant avec les génératrices foliaires; c'est ce que l'on observe chez les Osmondacées et dans certains cas chez les Zygoptéridées. Dans le second processus, le cylindre vasculaire se loberait de plus en plus profondément, de manière à constituer une lame réparatrice en face de chaque génératrice foliaire. L'exa-

¹⁾ Kidston et Gwynne Vaughan, Fossil Osmundacæ, part I, p. 777.

²⁾ A. G. Tansley, Lectures on the evolution of the Filicinean vascular system. loc. cit. p. 57, 119, 120.

gération de ce dispositif conduirait à l'étoile libéro-ligneuse à branches allongées et ramifiées de l'*Asteropteris*, à l'étoile dispersée des *Cladoxylon*, ou à l'étoile plus compliquée des *Asterochlaena*.

Ce processus pourrait d'ailleurs se répéter dans toutes les séries de l'ordre des Inversicaténales, où les traces foliaires sont nombreuses et peu volumineuses relativement au système vasculaire du stipe. La seule objection, que l'on pourrait faire à la théorie de la protostèle, réside dans la simplicité de la trace foliaire des *Clepsydropsis*, qui conduit à les placer à la base de l'arbre généalogique des Zygoptéridées.

On voit que la théorie de la protostèle suppose, elle aussi, l'existence d'un groupe de Fougères dévoniennes très nombreuses et très variées, groupe essentiellement polyphylétique, qui aurait donné naissance à la fois aux séries multiples de la famille des Zygoptéridées et aux deux séries connues actuellement de la famille des Botryoptéridées.

À l'appui de cette théorie, on peut invoquer l'exemple des Lycopodiacées actuelles, chez lesquelles le système vasculaire revêt des formes rappelant beaucoup celles des *Cladoxylon*. Citons notamment l'étoile ligneuse continue de *Lycopodium serratum*, l'étoile ligneuse dispersée avec branches s'unissant pour former des U ou des V de *L. annotinum*. M. le Professeur Bower n'hésite pas à considérer l'étoile continue de *L. serratum*, comme une protostèle faiblement lobée;¹⁾ la forme la plus primitive du système vasculaire chez les Lycopodiacées serait d'après lui une protostèle cylindrique. Mais là encore cette forme primitive nous échappe et l'existence d'une protostèle chez le *Lepidodendron Rhodunense* ne saurait constituer un argument décisif.

En résumé, les deux théories en présence ouvrent toutes les deux de vastes aperçus sur la structure et sur l'extension des plantes mères des Inversicaténales. Elles permettent de prévoir la découverte d'un groupe important de Fougères dévoniennes.

Il n'est pas douteux que la théorie de la protostèle a pour elle des arguments très forts. L'adoption de cette théorie nous oblige à tracer de nouveaux rameaux à l'intérieur de la famille des Zygoptéridées, c'est-à-dire à compléter, très heureusement semble-t-il, le tableau provisoire basé uniquement sur la structure de la trace foliaire. C'est là un corollaire, qui, bien loin d'affaiblir la théorie de la protostèle, ne peut que la renforcer. Ce que nous savons aujourd'hui de l'évolution d'un groupe par rameaux parallèles nous montre en effet, que le nombre des rameaux est toujours plus considérable, qu'on ne l'avait supposé lors d'une première étude.

¹⁾ F. O. Bower, The origin of a land flora, p. 328 et ss.

Il nous faut avouer cependant que les découvertes récentes, faites dans la famille des Zygoptéridées, remettent entièrement en question l'origine du système vasculaire dans le stipe des Fougères anciennes. La protostèle représente très certainement un stade dans l'évolution de ce système; mais est-ce réellement l'état le plus primitif qui ait existé? ou bien cet état, est-il lui-même le produit d'une transformation antérieure? Seule la découverte de nouveaux documents pourra nous permettre de résoudre définitivement ce problème.

Chapitre VI.

Problèmes phylogéniques généraux soulevés par l'anatomie des Inversicaténales.

Sommaire.

1. Relations avec les Osmondacées.
 2. Relations avec les Sphénophyllales.
 3. Relations avec les Lycopodiales.
 4. Relations avec les Ptéridospermées.
 5. Problème de l'origine de la fronde chez les Fougères.
-

Dans les pages qui précèdent, nous avons essayé de résumer l'état actuel de nos connaissances sur les Inversicaténales. L'étude de leur anatomie et de leurs fructifications établit que les Inversicaténales sont des Fougères homosporées; mais la structure de leurs traces foliaires nous apprend, qu'elles se sont différenciées dans une direction bien spéciale. D'autre part, nous avons mis en évidence dans la famille des Zygoptéridées, l'existence de tout un groupe de plantes très anciennes, avec masse libéro-ligneuse étoilée, dont la structure soulève le problème très important de l'origine du système vasculaire chez les Fougères.

L'anatomie des Inversicaténales soulève encore d'autres problèmes, les uns relatifs à la phylogénie des plantes vasculaires, les autres relatifs à la valeur morphologique des membres de la plante. Nous allons les examiner rapidement.

1. Relations des Inversicaténales avec les Osmondacées.

Les Fougères, qui paraissent offrir le plus d'affinités avec les Inversicaténales sont les Osmondacées permienues, appartenant aux genres *Zalesskya* et *Thamnopteris*.

D'une manière générale le système vasculaire paraît avoir évolué parallèlement chez les Osmondacées et chez les Zygoptéridées du 1^{er} groupe (groupe *Metaclepsydropsis-Diplolabis*). Il paraît dériver

d'un cylindre ligneux plein homogène (protostèle), dont le centre s'est progressivement différencié et transformé en bois interne, puis en moëlle mixte. Mais chez *Zalesskya* et *Thamnopteris*, les éléments de la zone ligneuse externe sont plus étroits que les éléments centraux. C'est le contraire chez *Metaclepsydropsis* et *Diplolabis*.

Le système vasculaire avec deux sortes de bois, ou avec moëlle mixte paraît devoir se transformer en un réseau tubulaire, pourvu de brèches foliaires. Un état aussi caractérisé n'a pas encore été observé dans le groupe

Metaclepsydropsis-Diplolabis. Mais un état très analogue se trouve réalisé, comme nous l'avons vu, dans le genre *Ankyropteris*.

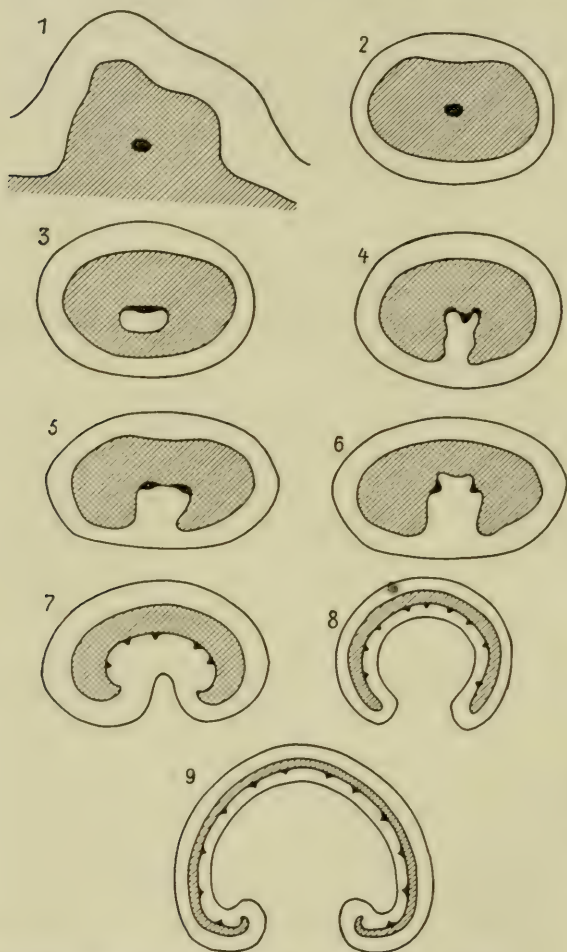


Fig. 44. Etats successifs de la trace foliaire sortante chez *Thamnopteris Schlechtendalii*. 1, 2, état de divergeant fermé; 3, état annulaire; 4 à 8, états intermédiaires; 9, trace foliaire en fer à cheval.

D'après MM. Kidston et Gwynne Vaughan.

D'autre part la famille des Botryopteridées, nous offre l'état le plus simple, sinon le plus primitif du système vasculaire chez les Inversicaténales: masse de bois pleine à pôle central. Un état aussi simple ne s'observe chez les Osmondacées, que lorsqu'on s'adresse aux très jeunes plantes, c'est-à-dire aux parties initiales du stipe ou

aux embryons. Ce caractère conduit également à comparer les Botryopteridées aux Hyménophyllacées.

Les plus grandes analogies, que l'on ait relevées jusqu'ici entre les Osmondacées permienues et les Inversicaténales, se trouvent dans les états successifs de la trace foliaire sortante. A son plein épanouissement dans la fronde, la trace foliaire osmondacéenne se présente avec une structure radicalement différente de celle de la trace zygoptéridienne et de la trace botryopteridienne; il n'en est plus de même, si au lieu de comparer les traces foliaires complètement étalées, on compare entre elles leurs réduites, c'est-à-dire les états plus condensés, sous lesquels elles se présentent à l'intérieur du stipe (fig. 44 et 45).

A cet égard, des ressemblances inattendues ont été signalées entre *Thamnopteris* et *Asterochlaena*. Chez *Asterochlaena* (fig. 45 et 46), la trace foliaire passe successivement par les états suivants¹⁾:

1. Masse ligneuse pleine à pôle central (état de divergeant fermé).
2. Masse ligneuse pleine, avec deux pôles situés au voisinage du centre.
3. Masse ligneuse ovale, pourvue d'une petite boucle périphérique à chaque extrémité (fig. 48).
4. Trace foliaire zygoptéridienne.

Si l'on se reporte au tableau des états successifs de la trace foliaire chez *Thamnopteris*, que nous avons donné ci-dessus, p. 203, on

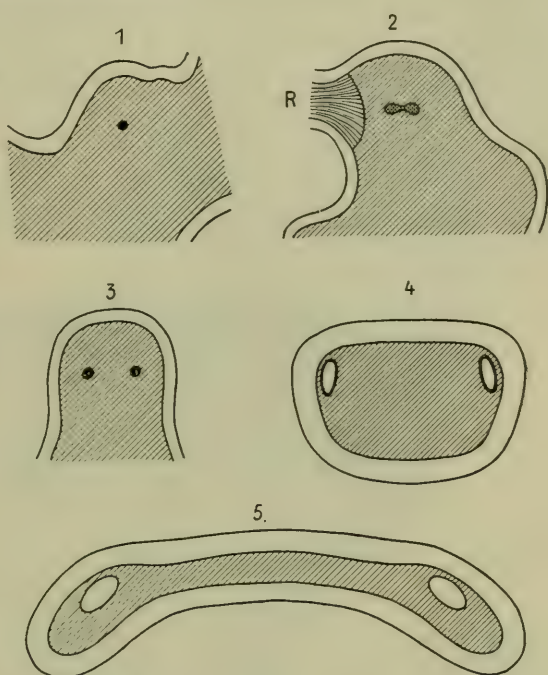


Fig. 45. Etats successifs de la trace foliaire chez *Asterochlaena laxa*. 1, état de divergeant fermé; 2, division du pôle; R, racine; 3, état bipolaire; 4, état clepsydroïde; 5, trace foliaire à son plein épanouissement.

¹⁾ P. Bertrand, Structure des stipes d'*Asterochlaena laxa* Stenzel, loc. cit.

voit que l'état No. 1 (divergeant fermé) est commun aux deux séries. Même l'état No. 2, masse ligneuse bipolaire, qui paraît plutôt caractéristique de la trace zygoptéridienne, peut se rencontrer chez *Thamnopteris*. MM. Kidston et Gwynne Vaughan¹⁾ ont observé en effet certaines traces foliaires de *Thamnopteris* à l'état de masse ligneuse bipolaire, ce qui paraît dû à la division hâtive du pôle (fig. 47). De plus chez *Asterochlaena*, il y a régulièrement insertion de deux racines sur les flancs de la trace foliaire, caractère qui rappelle les Osmondacées. *Asterochlaena* et *Thamnopteris* sont également caractérisés par l'absence de brèches foliaires.

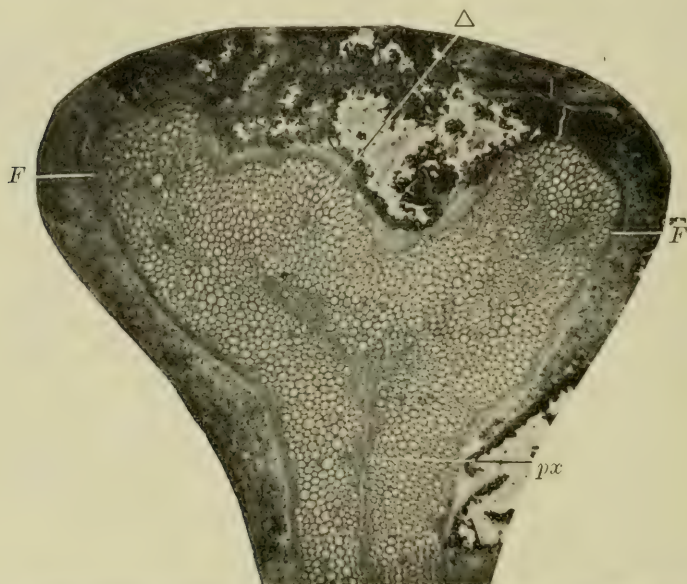


Fig. 46. *Asterochlaena laxa*, var. *Solmsi* P. Bertrand. — Extrémité d'une branche trilobée, montrant le mode d'émission des traces foliaires. Δ, pôle ligneux d'une trace foliaire sortante (état de divergeant fermé); F, F, traces foliaires sortantes à l'état bipolaire; px, bande médiane de protoxylème. (× 18.)

En définitive, malgré la structure différente du système vasculaire (étoilé chez le premier et cylindrique chez le second), le mode d'émission des traces foliaires est le même de part et d'autre. Toutefois, il faut se garder d'exagérer l'importance de ces analogies entre les réduites de la trace foliaire chez deux types aussi éloignés et à beaucoup d'égards aussi spécialisés, qu'*Asterochlaena* et *Thamnopteris*.

Les Botryoptéridées semblent moins spécialisées que les Zygoptéridées; leurs frondes n'ont qu'un seul plan de symétrie; dès lors, il paraît plus facile de les comparer aux Osmondacées. D'après les

¹⁾ Fossil Osmundaceæ, part III, Pl. V, fig. 33, 34, 35.

observations de M^{lle} Mg. Benson ¹⁾, la trace foliaire du *Botryopteris antiqua* est émise sous forme d'une masse de bois pleine à pôle intérieur au bois, mais voisin du bord antérieur (fig. 28, p. 233). Plus haut, la trace foliaire se présente sous forme d'un anneau à arc postérieur très épais, à arc antérieur mince, la quantité de parenchyme enfermée à l'intérieur de l'anneau étant excessivement réduite. Or la trace foliaire du *Thamnopteris* passe par des états analogues (fig. 44): on sait que l'anneau, en s'ouvrant à sa face antérieure, donne naissance à la trace en fer à cheval, pourvue de plusieurs pôles sur son bord interne. Chez *B. antiqua*, l'anneau s'ouvre aussi à sa face antérieure; mais la trace foliaire reste massive; l'ouverture de l'anneau a seulement pour résultat la formation d'un pôle en cupule, qui se place devant le bois.

Nous avons vu, que les réduites de la trace foliaire chez une espèce donnée, peuvent être considérées comme reproduisant la structure de la trace foliaire à l'état adulte chez les ancêtres de l'espèce en question. Il y a donc là un procédé commode, permettant de rechercher les affinités d'un type donné (p. 213).

D'après les remarques précédentes, il semble que les Osmondacées et les Inversicaténales soient dérivées d'une souche commune, chez

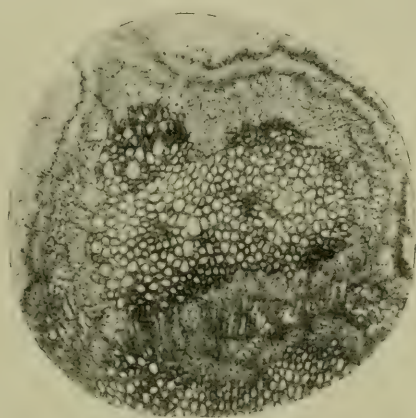


Fig. 47. *Thamnopteris Schlechtendalii* Eichwald. — Trace foliaire bipolaire. (× 20.)
D'après Kidston et Gwynne Vaughan.

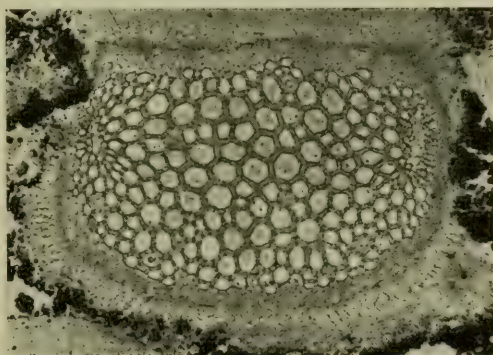


Fig. 48. *Asterochlaena laxa* Stenzel. — Trace foliaire pourvue d'une petite boucle périphérique à chaque extrémité. (× 47.)

¹⁾ Mg. Benson, New observations on *Botryopteris antiqua* Kidston, op. cit., p. 1051.

laquelle la trace foliaire comprendrait une masse de bois pleine ovale à pôle central ou encore un anneau ligneux avec éléments de protoxylème sur son bord interne. Quant au stipe, il serait pourvu d'un cylindre ligneux plein. Telle est la conclusion à laquelle sont arrivés MM. Kidston et Gwynne Vaughan dans leurs études sur les Osmondacées.

Les affinités entre les Osmondacées et les Botryopteridées, ne sont cependant pas aussi étroites, qu'on serait tenté de le croire au premier abord. Les deux familles peuvent avoir une origine commune, mais l'évolution de leurs traces foliaires s'est poursuivie dans des sens très différents. La trace botryopteridienne, bien que n'ayant qu'un seul plan de symétrie, évolue dans le sens inversicaténal: elle tend à acquérir deux pièces réceptrices différenciées et les pôles peu nombreux restent placés sur la convexité des lames ligneuses. C'est ce que l'on observe en passant du *Botryopteris antiqua* au *B. forensis*; par suite, la trace botryopteridienne offre les plus grandes ressemblances avec la trace zygopteridienne. Au contraire dans le phylum des Osmondacées, la trace foliaire évolue dans le sens osmondacéen: elle forme un arc à concavité antérieure, pourvu de nombreux pôles.

Ainsi les deux familles des Zygopteridées et des Botryopteridées paraissent infiniment plus voisines l'une de l'autre, qu'aucune d'elles ne l'est des Osmondacées. C'est ce qui justifie, comme nous l'avons déjà vu, leur réunion dans un même ordre. Par contre, la souche commune des Osmondacées et des Inversicaténales paraît plus reculée, qu'on ne l'avait supposé.

La comparaison des Hyménophyllacées avec les Inversicaténales conduit à des conclusions analogues. La présence de stipes axillaires chez les *Ankyropteris*, qui sont des types très différenciés, ne suffit pas à les rapprocher des *Trichomanes*. Les ressemblances sont plus grandes entre les Botryopteridées et les Hyménophyllacées; les *Botryopteris* possèdent un cylindre ligneux plein dans leur stipe comme les *Trichomanes*; le mode d'émission des traces foliaires est le même de part et d'autre.¹⁾ Mais l'étude de la trace foliaire à son plein épanouissement établit, comme pour les Osmondacées, que l'on a affaire en réalité à deux séries très divergentes.

¹⁾ L. A. Boodle, Comparative anatomy of the Hymenophyllaceæ, Schizeaceæ and Gleicheniaceæ. — I. Hymenophyllaceæ. Ann. of Bot., Vol. XIV. 1900.

D. H. Scott, Studies in fossil Botany, Vol. I, 1908, p. 342.

A. G. Tansley, The evolution of the Filicinean vascular system. — III. The Hymenophyllaceæ, pp. 112 et ss.

Isabel Browne, The phylogeny and interrelationships of the Pteridophyta. New Phytologist, 1908, p. 235, 236.

2. Relations des Inversicaténales avec les Sphénophyllales.

Tous les auteurs s'accordent à considérer les genres *Sphenophyllum* et *Cheirostrobus* comme constituant une classe spéciale, qui doit être rapprochée des Equisétales. Mais les affinités des Sphénophyllales avec les autres classes de Cryptogames vasculaires donnent lieu à de nombreuses discussions. Deux opinions principales se manifestent à ce sujet. La première a été émise par M. le Dr. Scott, la seconde par M. O. Lignier.

M. le Dr. Scott a suggéré un rapprochement entre les *Sphenophyllum* et les genres vivants : *Psilotum* et *Tmesipteris*, qui sont généralement considérés comme voisins des Lycopodiales.¹⁾ M. Scott estime que les Psilotales et les Sphénophyllales représentent deux groupes très voisins, mais qu'il est préférable de les laisser distincts. *Psilotum* pourrait être regardé comme intermédiaire entre les Sphénophyllales et les Lycopodiales. M. Scott admet cependant la possibilité d'affinités entre les *Sphenophyllum* et les Fougères.²⁾

Les recherches de M. Thomas³⁾ sur les sporophylles des *Psilotum* et des *Tmesipteris* ont apporté des arguments très importants en faveur des vues de M. le Dr. Scott. M. Thomas a reconnu que les sporophylles des *Psilotum* et des *Tmesipteris* pouvaient subir deux ou trois dichotomies successives et porter un groupe de sporanges dans la fourche de chaque division; ce dispositif fructifère est comparable à celui du *Sphenophyllum majus*.

M. Bower⁴⁾ adopte également les vues de M. Scott, mais il va plus loin et, à l'exemple de M. Thomas, il considère les Sphénophyllales comme rentrant dans la classe des Psilotales; les Psilotales constituent avec les Equisétales le groupe des Cryptogames vasculaires pourvues de sporangiophores. Ce groupe aurait des affinités avec les Lycopodiales.

L'opinion la plus contraire à celle des auteurs précédents, est soutenue par M. Lignier, qui s'est efforcé à plusieurs reprises d'établir les affinités filicinéennes des *Sphenophyllum*.

Il serait trop long d'examiner ici les arguments présentés par chaque auteur à l'appui des deux thèses. Ces arguments sont d'ailleurs basés principalement sur l'organisation de l'appareil fructi-

¹⁾ D. H. Scott, Studies. 1900.

²⁾ D. H. Scott, The present position of Palæozoic Botany, pp. 165, 174, 175.

³⁾ A. P. W. Thomas, The affinity of *Tmesipteris* with the Sphenophyllales. Proc. R. Soc., Vol. LXIX, 1902, p. 343.

⁴⁾ F. O. Bower, The origin of a Land Flora, p. 423.

fière. Au point de vue anatomique, on a comparé le système vasculaire étoilé du *Psilotum* à celui du *Sphenophyllum*.¹⁾

Nous nous abstenons de critiquer le rapprochement entre les Sphénophyllales et les Psilotales; nous nous bornerons à rappeler que toute comparaison entre des types, aussi éloignés dans le temps, est des plus risquées. Nous rappellerons en outre que le stipe des *Psilotum* et des *Tmesipteris* est un cladode, chose qui paraît avoir été oubliée au cours de la discussion.²⁾

La présence d'une étoile libéro-ligneuse chez *Cladoxylon* et *Asteropteris*, la tendance à la verticillation des appendices chez ces deux types justifient une comparaison avec les *Sphenophyllum*. Le système vasculaire des *Sphenophyllum* peut-être considéré comme une étoile compacte, réduite à trois branches. Le *Zygopteris Kidstoni*, parmi les Zygoptéridées, présente aussi une étoile libéro-ligneuse compacte, réduite à cinq branches, mais la verticillation a fait place à une disposition spiralée.

Quelle que soit l'origine du système vasculaire étoilé chez les Sphénophyllales et les Inversicaténales anciennes, il peut n'y avoir là qu'une répétition de formes dans deux groupes très éloignés. Pour apprécier la valeur de ces analogies, il faudrait rechercher, si la structure des régions polaires et si le mode de ramification sont réellement comparables dans les deux groupes.

La structure des régions polaires chez les *Sphenophyllum* est assez variable suivant les espèces, suivant que l'on s'adresse à un axe stérile ou à un épi fructifère. On peut affirmer que chacun des sommets du triangle ligneux primaire a une structure complexe. B. Renault a constaté sur les spécimens d'Autun, qu'il y avait un double pointement trachéen à chaque sommet du triangle.³⁾ Chez d'autres types, comme le *S. plurifoliatum* de Williamson et Scott, les deux pointements ne seraient pas distincts; ils formeraient, croyons-nous, une cupule polaire très plate.⁴⁾

Chez le *Sphenophyllum insigne* de la *Calceiferous sandstone series* d'Ecosse (= Culm) Williamson et Scott ont signalé⁵⁾ la pré-

¹⁾ O. Lignier, Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine filicinéenne commune. Bull. Soc. Linn. de Normandie, 5ème sér., 7ème Vol. 1903.

Idem, Sur l'origine des Sphénophyllées. Bull. Soc. Bot. de France, Vol. 55. 1908.

²⁾ C. Eg. Bertrand, Recherches sur les Tmesiptéridées. Arch. Bot. du Nord de la France. Lille 1883.

³⁾ B. Renault, Nouvelles recherches sur la structure des *Sphenophyllum* et sur leurs affinités botaniques. Ann. Sc. Nat., 6ème sér., Bot. IV, p. 277. 1876.

Idem, Cours de Botanique fossile, Vol. II et IV. 1881—85.

⁴⁾ W. C. Williamson et D. H. Scott, Further observ. on the organ. of the fossil plants of the lower coal measures. — I. *Calamites*, *Calamostachys* et *Sphenophyllum*. Phil. Trans. of the R. Soc. Londres, Vol. 185, 1895, Pl. 75.

⁵⁾ Williamson et Scott, Même travail. — p. 926, Pl. 76; Pl. 85, fig. 53.

sence d'un canal (canal carénal) à chaque sommet du triangle. Ce canal résulte évidemment de la dissociation des premières trachées, peut-être aussi de la disparition d'éléments à parois minces mélangés avec elles. Le *Sphenophyllum insigne* d'autre part offre des caractères plus simples que ceux des espèces plus récentes: au lieu d'un parenchyme ligneux disséminé entre les vaisseaux, il possède de véritables rayons médullaires; les vaisseaux ont des ornements scalariformes au lieu des ornements aréolés.



Fig. 49. *Sphenophyllum insigne* Williamson. — Section transversale du système vasculaire du stipe. D'après une préparation de la collection Unger de Berlin. — Echantillon de Saalfeld en Thuringe. ($\times 28$.)

Il y a lieu de se demander, si le canal carénal de *S. insigne* ne représente pas une petite boucle périphérique, comparable aux boucles périphériques des *Cladoxylon*. Pour le vérifier, il faudrait étudier en détail le mode d'émission des traces foliaires chez *S. insigne*; c'est là le point difficile; on sait en effet que les traces foliaires des *Sphenophyllum* s'échappent presque horizontalement.

Je crois devoir présenter ici les quelques documents que j'ai pu recueillir sur les préparations du *Sphenophyllum insigne* de Saalfeld, décrites par M. de Solms-Laubach.¹⁾ Ces préparations m'ont été

¹⁾ H. de Solms-Laubach, Pflanzenreste des Unterkulm von Saalfeld: Loc. cit. 1896, p. 80, Pl. V, fig. 3 et 4.

Le *Sphenophyllum insigne* se trouve à Saalfeld dans le Dévonien supérieur, associé aux *Clepsydropsis* et aux *Cladoxylon*.

aimablement communiquées par M. Potonié, à qui j'adresse mes sincères remerciements. En section transversale (fig. 49 et 50), les sommets du triangle ligneux présentent souvent l'aspect d'une boucle fermée,

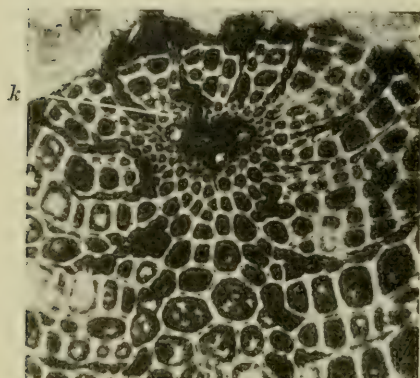


Fig. 50. *Sphenophyllum insigne* Williamson. — Extrémité d'une des branches de l'étoile ligneuse, montrant le canal carénal. *k*, arc ligneux composé de petits éléments, fermant la boucle périphérique. D'après une préparation de la collection Unger de Berlin. ($\times 150$.)

au niveau d'un nœud, l'arc sortant se détache; il subit une dichotomie hâtive, suivie plus tard de plusieurs autres. Le départ de l'arc sortant

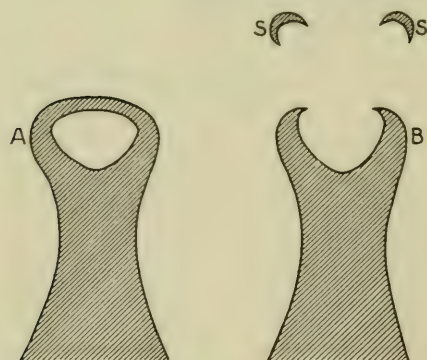


Fig. 51. *Sphenophyllum insigne* Williamson. — Dessin schématique, destiné à montrer comment se ferait l'émission d'une trace foliaire sortante, dans l'hypothèse où le canal carénal aurait la valeur d'une boucle périphérique. A, boucle périphérique fermée; B, émission d'une trace foliaire, qui se divise bientôt en deux masses, S.

quelquefois ouverte en son milieu; les éléments de protoxylème ne peuvent être qu'à l'intérieur de la boucle ou sur son bord interne. L'arc ligneux, *k*, très mince, à petits éléments, qui ferme la boucle, doit-il être considéré comme du bois primaire centrifuge ou comme constitué par les premiers éléments du bois secondaire? La première interprétation me paraît plus rationnelle. Si elle était vérifiée, le petit arc ligneux en question représenterait incontestablement une trace foliaire sortante.

Il serait facile alors de rétablir par la pensée toutes les phases de la ramification: la boucle périphérique qui s'est transformée en cupule. La cupule polaire se refermera plus haut par bourgeonnement de ses bords latéraux, qui se réuniront pour préparer la sortie suivante (fig. 51).

Sphenophyllum insigne différerait donc de *Cladoxylon* en ce que les boucles périphériques s'ouvrent au moment de l'émission des traces foliaires; chez *Cladoxylon* et *Asteropteris* les boucles périphériques sont toujours fermées. L'émission des traces foliaires chez *S. insigne*, offrirait une ressemblance plus frappante encore

avec l'émission des arcs sortants destinés aux pétioles secondaires dans la fronde des *Dineuron*. La trace foliaire des *Dineuron* est pourvue d'une cupule polaire à chaque extrémité. Pour préparer une sortie, la cupule, *prx*, se ferme et se transforme en boucle périphérique (*bp*, fig. 52); l'arc sortant se détache ensuite et subit une dichotomie hâtive (fig. 52 et 53); il se divise en deux arcs, S_a , S_p .

Si l'émission des traces foliaires chez *Sphenophyllum insigne* était vraiment conforme à notre description, il y aurait là l'indication d'une affinité réelle avec les Inversicaténales anciennes. Ces observations seraient d'accord avec l'opinion courante (soutenue par M. Lignier), d'après laquelle les *Sphenophyllum* possèdent trois frondes seulement à chaque verticille; si l'on observe d'ordinaire six frondes ou davantage, cela provient de la dichotomie hâtive des trois frondes primitives.

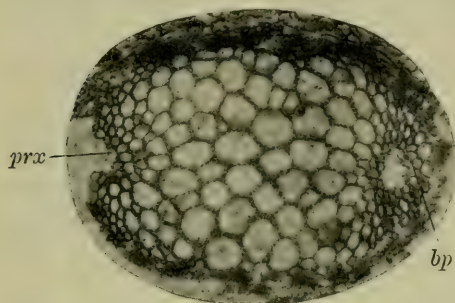


Fig. 52. *Dineuron ellipticum* Kidston. — Trace foliaire montrant une cupule polaire à gauche et une boucle périphérique à droite. *prx*, cupule polaire; *bp*, boucle périphérique. (x 60.)

D'après R. Kidston.

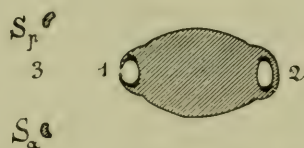


Fig. 53. *Dineuron*. — Masse ligneuse d'un pétiole primaire montrant le mode d'émission des sorties. S_a , S_p , arcs sortants destinés à deux pétioles secondaires. 1, 2, 3, états successifs de la sortie.

L'étoile libéro-ligneuse du *Cheirostrobis*¹⁾ avec ses branches multiples, ses pôles intérieurs au bois primaire, et son bois secondaire est également comparable aux *Cladoxylon*. Il est possible, que les stipes, qui ont porté cette belle fructification, offrent une structure encore plus semblable à celle des *Cladoxylon*.

La problème soulevé ici par l'anatomie singulière des stipes de *Cladoxylon* et d'*Asteropteris* peut avoir des conséquences très étendues. On s'en rendra compte en lisant certaines des conclusions, énoncées par M. Lignier, dans son essai sur l'origine des Equisétales et des Sphénophyllales.²⁾ Pour M. Lignier, les Articulées (c'est-à-dire les

¹⁾ D. H. Scott, On the structure and affinities of fossil plants from the Palæozoic rocks. — On *Cheirostrobis*, a new type of fossil cone from the Lower carboniferous strata. Phil. Trans. R. Soc., Vol. 189. 1897.

Idem. — Studies, Vol. I, 1908, p. 114.

²⁾ O. Lignier, Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine filicinéenne commune. Op. cit., p. 132.

Sphénophyllales et les Equisétales réunies) sont probablement dérivées d'un type filicinéen (il serait plus exact de dire profilicinéen), pourvu de bois primaire centripète dans le stipe.

„Elles ont acquis comme caractères propres: la verticillation, la réduction consécutive des feuilles,, la destruction fréquente des trachées dans les faisceaux caulinaires et leur remplacement par des canaux, etc.

„Ce qui caractérise les Equisétales c'est que le bois primaire centripète est toujours très réduit et fragmenté à la périphérie d'une moëlle bien définie, mais fistuleuse.

„Par la conservation du bois primaire centripète . . . les Sphénophyllales se montrent moins élevées en organisation (nous dirions aujourd'hui moins évoluées) que les Equisétales.“

Au nombre des faits, qui viennent appuyer la manière de voir de M. Lignier, il faut citer:

1° La découverte de bois primaire centripète dans le stipe du *Protocalamites Pettycurensis*.¹⁾

2° L'anatomie des *Cladoxylon* et de l'*Asteropteris*, qui sont en somme de véritables Fougères avec bois primaire centripète, avec boucles périphériques, comparables aux canaux polaires des Equisétales et des Sphénophyllales; en outre les frondes de ces Fougères étaient verticillées, tantôt avec superposition, et tantôt avec alternance d'un verticille au suivant.

3. Relations des Inversicaténales avec les Lycopodiacées.

Il y a des analogies évidentes entre l'étoile libéro-ligneuse des *Cladoxylon*, de l'*Asteropteris*, des *Asteroclaena* et la masse libéro-ligneuse radiée des Lycopodiacées actuelles. Chez ces dernières toutefois l'ensemble du système vasculaire conserve un contour circulaire; seul le bois prend une forme étoilée; le liber remplit complètement les intervalles entre les coins ligneux. Chez *Cladoxylon* et *Asteropteris* au contraire, le liber ne forme qu'une mince couche à la surface des lames ligneuses rayonnantes, de sorte que le tissu fondamental externe peut pénétrer jusqu'au centre du stipe. A part cette différence peu importante, la structure générale du stipe est sensiblement la même des deux côtés: 1° les pôles ligneux sont situés au voisinage de la périphérie; 2° il y a émission d'un grand nombre de traces foliaires, relativement peu volumineuses, à pôle central; 3° il n'y a pas de brèches foliaires.

Dès lors on s'explique sans peine l'erreur des auteurs, qui, comme Unger, ont classé nos Fougères dévoniennes parmi les Lycopodia-

¹⁾ D. H. Scott, Studies, Vol. I, 1908, p. 37, fig. 11.

cées.¹⁾ Les *Cladoxylon* surtout pouvaient aisément passer pour des Lycopodiacées anciennes, pourvues d'accroissement secondaire.

Pour le paléobotaniste, il y a là un problème très important à résoudre; il importe de rechercher, s'il existe des caractères précis, permettant de ranger sans hésitation telle plante ancienne à masse libéro-ligneuse radiée parmi les Fougères et telle autre parmi les Lycopodiacées. Certains détails de structure permettent assurément de séparer les Zygoptéridées anciennes des Lycopodiacées. Par exemple, si nombreuses que soient les génératrices foliaires dans un stipe d'*Asterochlaena*, d'*Asteropteris* ou de *Cladoxylon*, elles ne sont pas encore aussi nombreuses, relativement au diamètre, que dans un stipe de Lépidodendrée ou de Lycopodiacée. De même, si petites que nous paraissent les traces foliaires, elles sont notablement plus volumineuses que celles d'une Lépidodendrée. Enfin le mode d'émission des traces foliaires, si semblable qu'il nous paraisse à première vue, n'est pas identique de part et d'autre. Mais pour constater ces petites différences, il est déjà nécessaire de soumettre à une analyse plus minutieuse chacun des deux types; on se demandera, sans doute, si, après tout, il n'y a pas là simplement une question de degré, si chez les plantes anciennes la distinction entre les Filicinées et les Lycopodiacées ne tend pas à s'effacer.

Il faut le dire très nettement, la séparation des deux grandes classes de Cryptogames vasculaires est rendue possible, facile même, grâce à la structure de la trace foliaire, qui a permis de relier immédiatement les *Clepsydropsis* et l'*Asteropteris* à la famille des Zygoptéridées et leur a donné ainsi droit de cité parmi les Fougères.

Les analogies de structure, que nous avons relevées entre les Zygoptéridées anciennes et les Lycopodes actuels, se réduiraient par conséquent à un de ces phénomènes d'homéomorphie, que l'on a signalés si fréquemment entre les groupes les plus divers. Pourtant, ce serait peut-être aller trop loin que de regarder ces phénomènes comme tout à fait négligeables. L'homéomorphie révèle des modes d'évolution parallèles, et par suite des propriétés communes aux deux groupes considérés. Ces propriétés communes ne peuvent s'expliquer, semble-t-il, que s'il y a également communauté d'origine. La souche mère des deux groupes peut être évidemment plus ou moins éloignée; cela dépend uniquement du nombre de propriétés, qu'ils ont en commun. Or les *Cladoxylon*, plus que tout autre groupe, possèdent de nombreux caractères communs avec plusieurs classes: avec les Ptéridospermées, avec les Lycopodinées, avec les Sphénophyllées. Il semble ainsi

¹⁾ Richter et Unger, op. cit. 1856.

qu'avec les *Cladoxylon*, nous ayons fait un grand pas vers la souche mère de tous les végétaux vasculaires, souche qui est certainement encore très éloignée.

4. Relations avec les Ptéridospermées.

Il est clair, dès maintenant, que, si la souche commune des Inversicaténales et des Osmondacées, nous apparaît finalement plus reculée, que nous ne l'avions espéré, il en est de même à plus forte raison, de la souche commune des Fougères et des Ptéridospermées. Nous ne discuterons pas ici les relations des Inversicaténales avec les Ptéridospermées, réservant cette question pour un prochain article.

5. Problème de l'origine de la fronde chez les Fougères.

Nombreux sont les auteurs, qui ont successivement abordé ce problème sous les points de vue les plus variés. Il ne saurait entrer dans le cadre de cet article de donner un aperçu même succinct de la question.¹⁾ Deux théories principales sont actuellement en présence; il nous suffira de rappeler les traits essentiels de chacune d'elles, en nous aidant des auteurs, qui les ont exposées avec le plus de clarté.

Pour M. Tansley²⁾, la forme primitive du corps de la plante chez les Fougères est un thalle à symétrie dorsiventrale, à ramification dichotome. Plus tard certains systèmes de rameaux devenant dressés, acquièrent une symétrie radiaire; la ramification dichotome fait place à une ramification sympodiale, c'est-à-dire avec dichotomies s'effectuant dans toutes les directions de l'espace; puis à chaque dichotomie, il y a une branche forte ou culminante et une branche faible ou culminée. Les branches fortes finissent par constituer un axe à ramification monopodiale. Les branches faibles avec leurs rameaux s'appendicularisent de plus en plus; elles conservent ou reprennent la symétrie dorsiventrale primitive, et constituent les frondes.

Ainsi d'après M. Tansley, la symétrie dorsiventrale est primitive; la symétrie radiaire serait dérivée. En outre le type méga-phyllide serait primitif; les Fougères auraient eu primitivement des

¹⁾ On en trouvera un excellent résumé dans le livre de M. Bower.

F. O. Bower, *The origin of a land flora*, p. 136 et ss.

²⁾ A. G. Tansley, *The evolution of the Filicinean vascular system*. *New Phytologist*, Vol. VI, p. 25. 1907.

frondes très grandes, à croissance prolongée. Le type microphyllide dériverait pas réduction du type mégaphyllide.¹⁾

M. Bower objecte à la théorie de M. Tansley que tous les sporophytes connus ont primitivement une organisation radiaire. Quand la symétrie dorsiventrale apparaît, c'est au contraire par une modification du type radiaire. M. Bower objecte encore, qu'on ne connaît aucun exemple de dichotomie du sporophyte, dans lequel l'une des branches de la dichotomie donnerait une fronde et l'autre un axe. Sans doute, chez les plantes anciennes la ramification dichotome est la règle aussi bien pour la fronde, que pour le stipe; mais ces dichotomies sont toujours homogènes; en d'autres termes, on n'a jamais observé le passage d'une fronde à un stipe par voie de dichotomie.

M. Bower soutient une théorie toute différente²⁾: pour lui la structure radiaire du stipe est primitive; l'axe est la partie la plus primitive du corps de la plante chez les Filicinées; les frondes apparaissent comme des excroissances latérales sur l'axe; ce ne sont pas des rameaux résultant de dichotomies inégales du stipe; ce sont dès l'origine des organes distincts. Dans cette hypothèse, les frondes sont au début des appendices de petite taille, dépourvus même d'un système vasculaire différencié. La microphyllie est primitive, la mégaphyllie est dérivée.³⁾

Nous avons cru devoir aborder ici ces questions, malgré leur caractère essentiellement hypothétique, parce que les Inversicaténales sont de toutes les Fougères celles qui ont paru fournir les meilleurs arguments à l'appui de la thèse soutenue par M. Tansley. L'étude des états successifs de la trace foliaire chez les Zygoptéridées et les Botryo-

¹⁾ Avec quelques variantes d'interprétation, la théorie de M. Tansley a été soutenue également par M. H. Potonié et par M. O. Lignier, pour ne citer que les auteurs qui ont apporté à son appui les arguments les plus sérieux.

H. Potonié, *Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie*, 1897, p. 156.

Idem, *Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und der Pericaulomtheorie*. 1903.

O. Lignier, *Equisétales et Sphénophyllales: leur origine filicinéenne commune*. Bull. Soc. Linn. de Normandie, 1904, p. 93.

Hallier, *Beiträge zur Morphologie der Sporophylle und des Trophophylls*. Hamburg 1902.

Chose curieuse, cette théorie fut suggérée d'abord par M. Bower, qui l'abandonna ensuite:

F. O. Bower, *Phil. Trans.*, 1884, part II, p. 605.

²⁾ F. O. Bower, *The origin of a Land Flora*, Londres 1908, p. 132.

Nous devons renoncer à donner ici un aperçu de la théorie du strobile, proposée par M. Bower, malgré tout l'intérêt qu'elle présente. Cette théorie englobe des considérations importantes sur la structure et la situation des organes fructifères chez les Cryptogames vasculaires; elle nous entraînerait trop loin de notre sujet.

³⁾ Nous laisserons ici entièrement de côté la question de savoir si la fronde a la même valeur morphologique chez les Lycopodiniées et les Filicinées.

ptéridées conduit en effet à admettre, comme nous l'avons montré ci-dessus, que la fronde des Inversicaténales offrait primitivement une masse de bois pleine à pôle central, c'est-à-dire qu'elle possédait une symétrie radiaire. En partant de cette idée et en suivant un raisonnement tout semblable à celui de M. Tansley, j'ai moi-même essayé d'expliquer la structure singulière des frondes de Zygoptéridées et l'édification rectangulaire de leurs pétioles primaires.¹⁾

Pour M. Tansley, comme pour beaucoup d'auteurs, les Botryoptéridées offrent des caractères plus primitifs que les Zygoptéridées. Certaines sections transversales pratiquées au niveau de l'émission d'une trace foliaire dénotent une ressemblance étonnante entre le système vasculaire du stipe et le système vasculaire réduit destiné à la fronde: ils sont constitués tous deux par une masse de bois pleine à pôle central, enveloppée par le liber, forme qui est d'après M. Tansley, l'état le plus primitif du système vasculaire chez les Filicinaées.

Nous avons déjà mentionné que tous les auteurs ne sont pas d'accord sur la position, qu'il convient d'attribuer aux protoxylèmes dans le système vasculaire ancestral. D'autre part, il est difficile d'admettre que les Botryoptéridées sont plus primitives que les Zygoptéridées. Nous avons montré précédemment que les deux familles n'étaient probablement pas dérivées l'une de l'autre, mais avaient subi une évolution parallèle, qui avait rapidement conduit leurs frondes à des degrés de différenciation très analogues.

En ce qui concerne la structure axiale des pétioles primaires des Zygoptéridées, MM. Kidston et Gwynne Vaughan estiment que ce caractère est dû à la station verticale de ces pétioles fixés sur un rhizome rampant. Ce ne serait donc pas un caractère primitif, mais simplement un caractère adaptatif.

Enfin, chez les Inversicaténales les plus anciennes, que nous connaissions jusqu'ici, c'est-à-dire chez *Cladoxylon* et *Asteropteris*, la distinction entre le stipe et la fronde est des plus nettes, et ceci malgré la possession de deux plans de symétrie rectangulaires, qui confère aux pétioles primaires la valeur d'axes. Si la théorie de la condensation était vérifiée, les *Cladoxylon* bien loin d'appuyer la thèse de M. Tansley, tendraient à confirmer les vues de M. Bower, qui considère le stipe et la fronde comme deux organes originairement distincts. On peut juger, par ces brèves remarques, combien est incertain, le terrain sur lequel nous nous avançons.

Quelqu'intéressantes que soient les théories en présence nous devons avouer qu'en l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de les vérifier. Nous ne savons rien des plantes mères des

¹⁾ P. Bertrand, Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, p. 259.

Cryptogames vasculaires. Si nous voulons rester en étroite communion avec les faits observés, tout ce que nous pouvons faire pour le moment, c'est de reconstruire aussi exactement que possible quelques uns des rameaux phylétiques de l'arbre généalogique des Filicinées; il faudra nous estimer heureux de pouvoir dans une certaine mesure préciser les relations de ces différents rameaux entre eux.

Chapitre VII.

Problèmes relatifs aux *Psaroniées*.

Sommaire.

1. La trace foliaire des *Psaronius*.
 2. Le système vasculaire du stipe.
 3. Origine du revêtement radicaire des *Psaronius*.
 4. Classification des *Psaronius*.
 5. Affinités des *Psaroniées*.
 6. Conclusions.
-

Les *Psaronius* occupent une place considérable dans la flore stéphanienne et permienne; ils existaient déjà dans le Westphalien, ainsi qu'en témoignent les échantillons trouvés dans les lower coal measures d'Angleterre et celui recueilli tout récemment dans le bassin houiller du Nord de la France.¹⁾ L'abondance des *Psaronius* dans certains gisements de végétaux silicifiés, Bohême, Saxe, Autunois, leur état de conservation souvent excellent, la beauté de leur structure font que de tout temps ils ont retenu l'attention. Ils ont donc été étudiés avec beaucoup de soin. Leur anatomie paraît assez bien comprise dans son ensemble.

Les *Psaronius* offrent plusieurs caractères, qui permettent de les classer sans hésitation parmi les Fougères. Les dimensions considérables de leurs stipes, leur épais revêtement de racines, la disposition des bandes de tissu sclérifié à l'intérieur du stipe rappellent beaucoup ce que l'on observe chez les Fougères arborescentes actuelles.

Les caractères les plus importants toutefois sont ceux tirés de la trace foliaire et de la différenciation ligneuse. Malheureusement la structure de la trace foliaire n'est connue que dans ses grandes lignes.

¹⁾ A. Carpentier, Note sur un végétal à structure conservée du terrain houiller de Vicoigne. Ann. Soc. Géol. du Nord, t. XLI. 1912.

1. La trace foliaire des *Psaronius*.

Les *Stipitopteris* ou pétioles de *Psaronius* à structure conservée sont en effet relativement très rares; on sait que leur trace foliaire, en chaîne continue, a généralement la forme dite en fer à cheval. L'arc vasculaire est mince et ses extrémités antérieures sont fortement recourbées en crosses et rabattues vers l'intérieur (A, fig. 54). Les marges ou points de sortie, paraissent occuper la même position que dans la trace osmondacéenne. Parfois la trace foliaire est fermée en avant; les deux crosses s'unissent sur la ligne médiane pour donner un système interne (B, fig. 54); cet aspect peut d'ailleurs dépendre du niveau auquel la section a été faite.¹⁾ Le bois est tapissé de liber sur ses deux faces. Les pôles sont distribués régulièrement sur le bord interne de la lame ligneuse; la différenciation est donc centrifuge

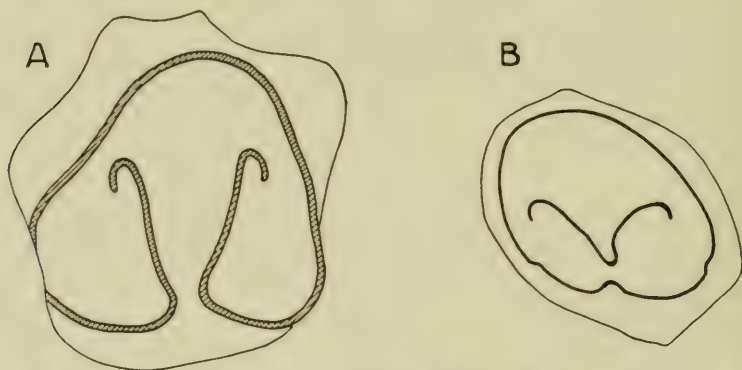


Fig. 54. Sections transversales de *Stipitopteris*, d'après M. R. Zeiller. — A, *Stipitopteris Renaulti* Zeiller; trace foliaire à crosses antérieures très développées. B, *Stipitopteris peltigeriformis* Zeiller; trace foliaire avec système interne.

et tangentielle. La structure de la trace foliaire rappelle celle des Osmondacées et, par son système interne, celle des Dicksoniées. Sur les flancs de l'arc postérieur, deux dépressions faiblement marquées correspondraient aux plis directs.

A côté de ces caractères, les *Psaronius* en offrent d'autres qui leur appartiennent en propre et qui sont par cela même plus difficiles à interpréter. Les plus frappants résident dans l'agencement du système vasculaire de leurs stipes et dans la genèse du manteau de racines, qui les enveloppe.

¹⁾ Le *Caulopteris varians*, présente réunis les deux types de cicatrices foliaires. R. Zeiller, Flore Houillère de Commentry, Pl. XXXV.

2. Le système vasculaire du stipe.

On sait que le système vasculaire des stipes de *Psaronius* comprend un grand nombre de lames réparatrices, disposées tangentielle-ment suivant plusieurs cercles concentriques et alternant avec les génératrices foliaires. Il y a sur chaque cercle autant de lames vasculaires qu'il y a de génératrices foliaires. Les lames du cercle le plus extérieur constituent les lames ou stèles périphériques; elles sont souvent fortement arquées et plus ou moins isolées des autres par des bandes de tissu sclérifié. Elles prennent part à l'élaboration des traces foliaires définitives; mais elles ont aussi pour rôle de donner insertion aux nombreuses racines adventives, qui constituent le revêtement du stipe.

Toutes ces bandes réparatrices comprennent une lame ligneuse tapissée de liber sur tout son pourtour; entre les trachéides, il peut y avoir du parenchyme ligneux. Chez le *Psaronius Renaulti*, on a constaté la présence de pôles trachéens sur le bord interne des lames ligneuses.¹⁾ Il y a donc des protoxylèmes appartenant en propre au stipe et leur situation est la même que dans la fronde. Il est probable que ce caractère se retrouverait chez la plupart des *Psaronius*.

Malgré la complexité apparente du système vasculaire, le mode d'émission des traces foliaires demeure très simple. Pour donner une trace foliaire, un petit arc libéro-ligneux, issu de la région centrale, s'engage dans le rayon foliaire entre deux réparatrices, qu'il soude

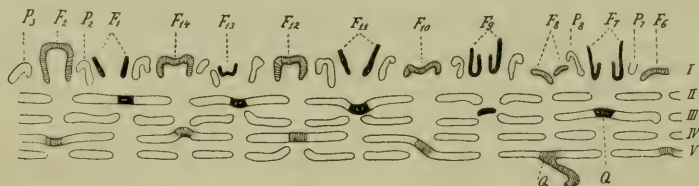


Fig. 55. *Psaronius infarctus* Unger. — Développement schématique du système vasculaire du stipe, pour montrer le mode d'émission des traces foliaires. F_1, F_2 , etc., traces foliaires sortantes; P , lames ligneuses périphériques; I à V , cercles réparateurs successifs; Q , petit arc venu du centre et destiné à une trace foliaire. Les traces foliaires appartenant à un même verticille sont teintées de la même façon.

D'après Rudolph.

temporairement l'une à l'autre; il chemine de l'intérieur vers l'extérieur et de bas en haut, en prenant place successivement sur chacun des cercles réparateurs (fig. 55 et 56). L'arc sortant ne commence à acquérir une étendue notable, que lors de son intercalation sur l'avant dernier cercle. Mais la trace foliaire définitive n'est complètement

¹⁾ D. H. Scott, *Studies in fossil Botany*, Vol. I, 1908, p. 302, fig. 114.

individualisée, comme l'a montré M. Zeiller¹⁾, qu'après avoir reçu une adjonction de chacune des deux lames périphériques situées de part et d'autre du rayon foliaire. Souvent du reste, la trace foliaire s'intercale simplement sur le cercle des lames périphériques comme précédemment sur tous les autres cercles. Il n'est pas douteux, que tous les cercles réparateurs jouent le même rôle: ils contribuent tous pour une part plus ou moins importante à l'élaboration de la trace foliaire.

Ces phénomènes s'observent particulièrement bien sur le *Psaronius infarctus* Unger, figuré par M. Zeiller et dont M. Rudolph a donné une représentation schématique excellente (fig. 55) en développant la section transversale.²⁾

Si l'on suit la rentrée d'une trace foliaire, on voit qu'une grande partie s'ajoute au cercle des lames périphériques et au cercle immédiatement intérieur. Puis elle se prolonge vers le bas par un cordon, qui, pénétrant plus avant vers le centre, provoque des anastomoses rapides entre les lames réparatrices des cercles plus intérieurs. Au centre du stipe, les prolongements des cordons foliaires s'éteignent en se jetant les uns sur les autres, d'une façon en apparence irrégulière.

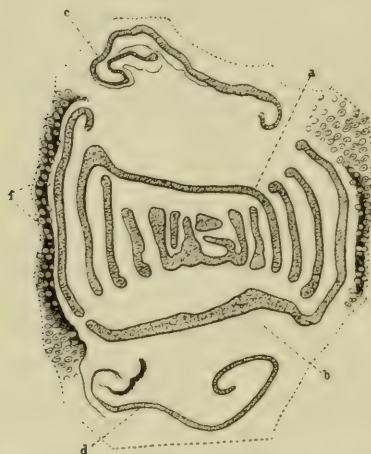


Fig. 56. Système vasculaire d'un *Psaronius distique*, montrant le mode d'émission des traces foliaires. — a, b, c, d, traces foliaires sortantes; f, manteau radicaire. D'après G. Stenzel.

3. Origine du revêtement radicaire des *Psaronius*.

L'ensemble du système vasculaire des *Psaronius* est enveloppé par un tissu fondamental à parois minces et par une gaine mécanique sclérifiée; à l'extérieur de la gaine, s'étend une couche épaisse de racines, qui peut arriver à décupler le diamètre du stipe. C'est ce que l'on observe sur le grand *Psaronius* du Musée de Vienne. Ces racines ont une structure caractéristique; elles possèdent un faisceau, le plus souvent penta- ou hexapolaire, enveloppé d'un tissu fondamental

¹⁾ R. Zeiller, Flore fossile du Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac. 1ère partie, Paris 1890, p. 208 et ss.

²⁾ R. Zeiller, même ouvrage, p. 208.

K. Rudolph, Psaronien und Marattiaceen. Vergleichend anatomische Untersuchungen. Denkschr. d. math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wissensch., Vol. LXXVIII, Wien 1905, Pl. II, fig. 1.

à parois minces parcouru par des canaux gommeux; elles sont pourvues d'une gaine mécanique sclérifiée, qui est enveloppée à son tour par un tissu fondamental externe.

Les premiers auteurs avaient comparé le revêtement radiculaire des *Psaronius* à celui des Fougères arborescentes actuelles. Mais on s'aperçut bientôt que l'analogie n'était qu'apparente. Chez les *Cyathaea* et les *Dicksonia*, le manchon radiculaire est constitué par des racines qui descendent à l'extérieur du stipe et qui sont nettement isolées les unes des autres. Chez les Psaroniées au contraire, les racines sont unies les unes aux autres par un parenchyme à parois minces avec lequel leurs tissus semblent en parfaite continuité. Elles sont disposées en files radiales très régulières et augmentent peu à peu de diamètre de l'intérieur vers l'extérieur. Les cellules du tissu de remplissage sont également alignées radialement, comme les cellules d'un liège. Il y a lieu cependant de distinguer dans le revêtement radiculaire une zone interne, offrant les caractères signalés ci-dessus, et une zone externe, dans laquelle les racines s'isolent les unes des autres et sont alors pourvues chacune d'une surface propre.

Le procédé, par lequel ce revêtement a pu s'établir sur la plante vivante est difficile à comprendre. Il est à remarquer que la couche de racines n'est jamais traversée par les pétioles; elle s'est donc développée seulement après la chute de ceux-ci et a recouvert les cicatrices foliaires.

Stenzel supposait que le parenchyme interradiculaire faisait partie de l'écorce du stipe¹⁾; il le comparait au tissu cortical des Marattiées actuelles, qui est traversé obliquement de haut en bas par des racines adventives. Dans cette hypothèse, le tissu en question était un tissu secondaire tardif, périderme ou phelloderme, dépendant du stipe; toutefois Stenzel n'expliquait pas d'une façon très claire comment ce tissu avait recouvert les cicatrices foliaires.

MM. Farmer et Hill, au cours de leurs recherches sur *Angiopteris*, ont montré que la comparaison de Stenzel était inexacte.²⁾ Chez les Marattiées, les racines sont visiblement des intruses dans le tissu cortical; elles restent nettement distinctes de celui-ci; elles sont toujours enveloppées d'un manchon mucilagineux, représentant des tissus digérés en partie et écrasés. Il n'en est pas de même chez les *Psaronius*; les racines font corps avec le tissu dans lequel elles sont plongées. Il n'y a aucune trace de taraudage.

¹⁾ G. Stenzel, Über die Staarsteine. Nova Acta Leop. Carol. 1854.

Idem, Die Psaronien; Beobachtungen und Betrachtungen. Beiträge z. Pal. u. Geol. Österreich-Ungarns und des Orients. 1906.

²⁾ J. B. Farmer et T. G. Hill, On the arrangement and structure of the vascular strands in *Angiopteris evecta* and some other Marattiaceæ. Ann of Bot., Vol. XVI. 1902.

MM. Farmer et Hill ont alors suggéré l'idée, que les racines des *Psaronius* donnaient elles-mêmes naissance à des productions piliformes, qui s'unissaient et s'entrelaçaient pour former un pseudo-parenchyme. Une idée analogue avait été émise précédemment, mais d'une façon toute incidente par Williamson.¹⁾

M. Rudolph paraît avoir été très frappé de l'explication proposée par MM. Farmer et Hill; il l'a cependant rejetée comme invraisemblable, à cause de la longueur des poils épidermiques, que cela supposerait. Pour lui la disposition très régulière des racines démontre, qu'elles pénétraient dans un tissu déjà tout formé. Il arrive à la notion que le tissu de remplissage est intermédiaire entre un feutrage piliforme et un phelloderme. Il participe de la nature des deux.²⁾

De nouvelles recherches étaient indispensables pour résoudre ce problème. Il était réservé à M. de Solms d'apporter la solution tant cherchée.³⁾ En étudiant des exemplaires particulièrement bien conservés, M. de Solms a montré que le tissu de remplissage doit son origine à une prolifération cellulaire très active, qui a son siège aussi bien à la périphérie du stipe, qu'à la périphérie des racines elles-mêmes. La prolifération commence au voisinage de la gaine sclérifiée propre à chacun de ces organes. Elle a pour résultat la production de files de cellules allongées radialement, ressemblant à des poils, serrés les uns contre les autres et cloisonnés tangentielle-ment (fig. 58). En ce qui concerne les racines, la prolifération la plus active se trouve toujours sur leur face externe; elle est faible sur les côtés, elle est nulle sur la face des racines tournée vers le stipe.

On peut donc concevoir la formation du manteau radiculaire de la manière suivante: les racines adventives, qui ont pris naissance sur le bord externe des lames ligneuses périphériques, sortent en perforant la gaine mécanique sclérifiée. Elles descendent le long du stipe et s'accolent par leur face interne aux cellules résultant de la prolifération du tissu fondamental externe du stipe. Sur leur face externe, elles prolifèrent à leur tour et donnent naissance à des files de cellules, qui serviront à les unir aux racines extérieures, plus jeunes. Ainsi le manchon radiculaire est constitué par des couches successives de racines, qui s'unissent les unes aux autres par la prolifération de leurs tissus superficiels. Le cloisonnement des files de cellules paraît s'arrêter immédiatement après leur accollement avec

¹⁾ W. C. Williamson, On the org. of the foss. plants of the lower coal-measures, part VII. Phil. Trans. of the R. Soc. London. 1876.

²⁾ K. Rudolph, Psaronien und Marattiaceen. Op. cit. p. 6.

³⁾ H. zu Solms-Laubach, Der tiefschwarze *Psaronius Haidingeri* von Manebach in Thüringen. Zeitschr. f. Bot., 3^{ème} année, fasc. 11. 1911.

les racines placées devant elles, ce qui explique qu'on ne trouve nulle part de méristème générateur.

Ce qui est vraiment admirable, c'est l'extraordinaire régularité avec laquelle s'accomplit ce phénomène, et qui se traduit par les alignements radiaires caractéristiques du manteau de racines des *Psaronius*.

Il nous reste à examiner la valeur morphologique, qu'il convient d'attribuer au tissu de remplissage. M. de Solms considère les files de cellules radiales comme des poils épidermiques cloisonnés. Malheureusement nous ne connaissons jusqu'ici aucune formation analogue chez les Fougères actuelles. Les poils radicaux des *Cyathées*, restent toujours simples. Ils ne donnent pas naissance à un pseudo-parenchyme.

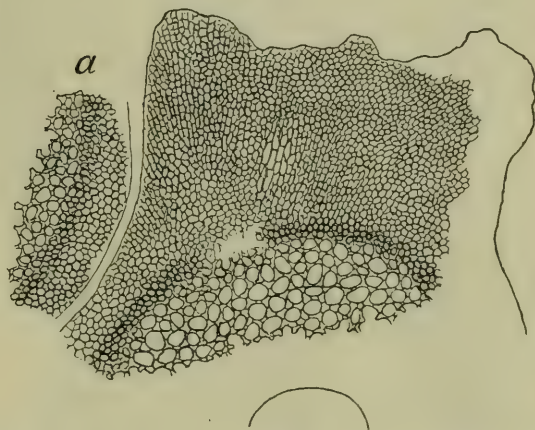


Fig. 57. *Psaronius Haidingeri*. Section transversale d'une racine de la zone externe. *a*, écorce normale d'une racine externe; à droite une racine, présentant des recloisonnements manifestes dans l'écorce externe.

D'après de Solms-Laubach.

La comparaison des deux figures nos 57 et 58 reproduites d'après les dessins de M. de Solms, suggère une autre interprétation. La première figure représente une section transversale du manteau radicaire, pratiquée dans la zone externe; les racines sont isolées les unes des autres; autour de leur gaine sclérifiée, elles offrent un tissu fondamental externe à parois minces, dans lequel on remarque des alignements radiaux et des cloisonnements tangentiels. La seconde figure représente une section transversale de la zone interne. On y voit très nettement les files de cellules partant de la face externe de chaque racine et se prolongeant jusqu'au contact de la racine placée devant elles. Latéralement, les files de cellules, issues d'une racine, entrent en contact avec les files issues des racines voisines. Ça et là, il peut y avoir des cellules écrasées (fig. 58).

Le tissu de remplissage offre en définitive tous les caractères d'un liège, qui serait peu développé sur les racines de la zone externe; le liège serait aussi à peu près nul sur la face interne des racines de la zone profonde. M. de Solms, il est vrai, essaie d'établir que le tissu de remplissage de la zone interne ne peut pas être homo-

I

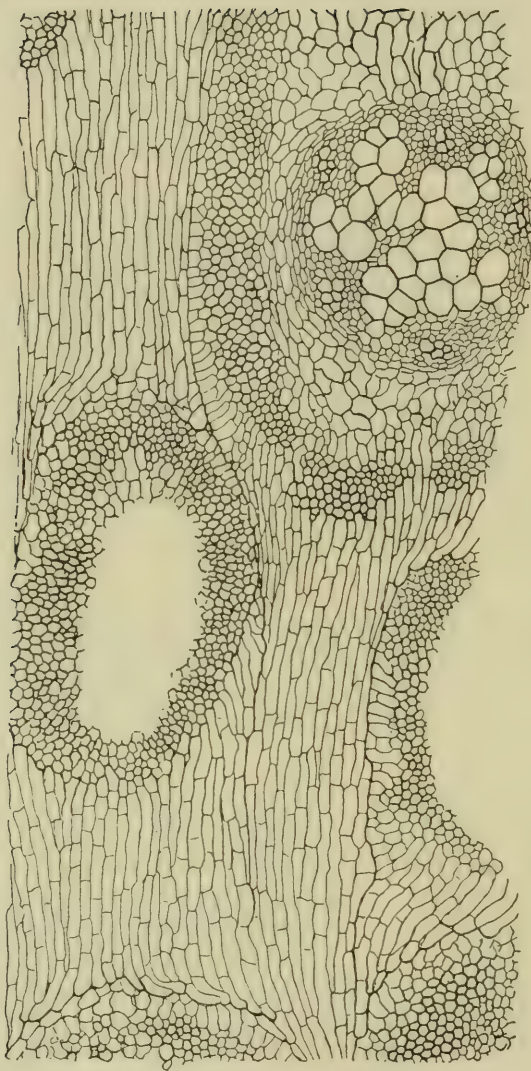


Fig. 58. *Psaronius* du Musée de Rio de Janeiro. Section transversale de la zone interne du revêtement radulaire. I, côté tourné vers le stipe; A, côté tourné vers l'extérieur. D'après de Solms-Laubach.

logué directement au tissu fondamental superficiel des racines de la zone externe.¹⁾ Nous ne voyons pour notre part aucune raison de rejeter cette homologation.

Le caractère subéreux du tissu de remplissage nous paraît d'abord confirmé par une intéressante observation de M. de Solms. Il existe en effet de nombreuses solutions de continuité dans la gaine scléreuse des racines. Grâce à ces solutions de continuité, le tissu interne à parois minces peut se cloisonner, faire saillie vers l'extérieur et prendre part ipso facto à la prolifération cellulaire du tissu externe.

D'autre part, une fusion d'organes, aussi étroite que celle que nous observons entre le stipe et les racines des *Psaronius*, comporte inévitablement, semble-t-il, la suppression de l'assise épidermique. On peut d'ailleurs aller plus loin et remarquer, que

les racines sont en réalité normalement dépourvues d'un véritable épiderme, puisque l'assise mère de ce tissu est tombée avec la coiffe.

¹⁾ H. de Solms-Laubach. Loc. cit. pp. 752, 753, 754 etc.

Nous concluons que le tissu de remplissage des *Psaronius* est dû simplement à une prolifération de nature subéreuse, produite aux dépens des tissus superficiels.

Le revêtement radiculaire soulève encore un autre problème: celui des racines emboîtées: on rencontre souvent des racines de *Psaronius*, qui renferment à côté de leur faisceau une ou plusieurs racines ayant pénétré par intrusion. L'explication de ce phénomène paraît être, que les racines jeunes ou plus résistantes taraudent les racines plus âgées, en pénétrant dans les lacunes du liège interne.

4. Classification des *Psaronius*.

L'ancienne classification des *Psaronius*, proposée par Stenzel, faisait intervenir en premier lieu la présence ou l'absence de lacunes dans le liège interne (= tissu situé à l'intérieur de la gaine scléreuse) du stipe et des racines.¹⁾ Ce caractère avait l'avantage d'être toujours observable, puisque souvent on ne possède que des fragments du revêtement radiculaire et rien du stipe. M. Zeiller a fait remarquer combien les distinctions basées sur ce caractère étaient fragiles²⁾; récemment encore M. de Solms constatait que chez une même espèce, le liège interne des racines était lacuneux en certains points et dépourvu de lacunes en d'autres points.³⁾

Un grand progrès dans l'étude des *Psaronius* a été réalisé par la classification de M. Zeiller⁴⁾, qui est encore suivie par tous les paléobotanistes. Cette classification a pour base la disposition des frondes sur le stipe. Les *Psaronius* sont divisés en trois grands groupes:

1. Distiques.
2. Tétrastiques.
3. Polystiques.⁵⁾

Chez les premiers, les frondes sont disposées sur deux files diamétralement opposées; elles alternent d'un côté à l'autre. Ex.: *Psaronius musaeformis*. Chez les seconds, elles sont disposées sur quatre files; elles sont verticillées par deux avec alternance d'un verticille au suivant. Ce groupe ne comprend qu'un très petit nombre d'espèces, parmi lesquelles il faut citer le *P. Brasiliensis*.

¹⁾ G. Stenzel, Über die Staarsteine. Op. cit. 1854.

²⁾ R. Zeiller, Bassin Houiller et Permien d'Autun et d'Epinac. 1890.

³⁾ H. de Solms-Laubach. Op. cit. p. 731.

⁴⁾ R. Zeiller. Op. cit. 1890.

⁵⁾ Chose digne d'être notée, on n'a pas éprouvé le besoin de créer plusieurs genres chez les *Psaronius*; il est certain que l'uniformité du revêtement radiculaire et la rareté des stipes entiers sont causes de cette abstention.

Enfin chez les derniers, il y a un grand nombre de cicatrices foliaires. Il est possible de diviser encore les *Psaronius* polystiques en deux groupes:

- A. *Psaronius* à frondes verticillées,
- B. *Psaronius* à frondes spiralées.

Dans le groupe A, chaque verticille comprend jusqu'à 10 ou 12 frondes; il y a alternance d'un verticille au suivant. C'est ce que l'on observe chez le *P. infarctus* Unger. Dans le groupe B, la divergence reste simple; elle est égale à $\frac{2}{5}$ chez le *P. Demolei*. Pour pousser plus loin les divisions, il faudrait se servir de la trace foliaire, qui n'est malheureusement connue que sur quelques pétioles détachés.

La structure des *Psaronius* demeure très constante; elle est la même dans tous les groupes, si ce n'est que les lames vasculaires périphériques sont moins caractérisées chez les *Psaronius* distiques. Aussi, bien que l'on ait réuni de nombreux documents sur les *Psaronius* stéphaniens et permien, il n'est pas encore possible de préciser les relations des 3 ou 4 grands groupes entre eux. S'il est exact que les empreintes de *Megaphyton* du Westphalien sont dues à des *Psaronius* distiques, ce groupe serait le plus ancien. A-t-il donné naissance au groupe des *Psaronius* polystiques à frondes verticillées, ou bien ceux-ci représentent-ils un rameau parallèle au précédent, mais à évolution plus tardive? Nous savons actuellement trop peu de choses sur les *Psaronius* westphaliens pour résoudre ce problème.

Le *Psaronius Renaulti* est la seule espèce westphalienne, dont la structure soit connue.¹⁾ Le système vasculaire du stipe est beaucoup plus simple que chez les autres *Psaronius*; il se réduit à un anneau, pourvu de pôles sur son bord interne et interrompu seulement par des brèches foliaires. Les brèches foliaires n'empiètent pas les unes sur les autres: une section transversale ne rencontre qu'une seule brèche foliaire; c'est la forme dite solénostélique, qui n'a pas nécessairement une origine distincte de la dictyostèle. Le centre du stipe est occupé par un tissu fondamental interne. Le revêtement radiculaire offre les mêmes caractères, que chez les autres espèces. Quelles sont les relations de ce type ancien avec les formes plus récentes? Il est à supposer que les cercles réparateurs internes représentent des complications ajoutées successivement au système annulaire primitif. Leur développement est dû vraisemblablement à la pénétration de plus en plus profonde de la région médiane de la trace foliaire à l'intérieur du stipe.²⁾

¹⁾ D. H. Scott, Studies, Vol. I, 1908, p. 302, fig. 114.

W. C. Williamson, Foss. plants of the lower coal-measures, p. VII. 1876.

²⁾ Les expressions de stèle ou cylindre central, appliquées aux lames vasculaires réparatrices des *Psaronius* sont donc tout à fait fausses.

Les bandes périphériques sont-elles homologues de l'anneau vasculaire primitif? ou bien représentent-elles un cercle réparateur supplémentaire, développé secondairement dans la zone corticale? Nous pensons que c'est la première hypothèse qui est la bonne. Mais, c'est là encore un problème, qui ne pourra être résolu qu'à l'aide de nouveaux documents.

En tout cas, on peut très raisonnablement espérer la découverte de nouveaux *Psaronius* westphaliens à structure conservée. Cette découverte permettra sans aucun doute de projeter une vive lumière sur l'évolution générale de toute la famille.

5. Affinités des Psaroniées.

Tous les auteurs s'accordent à reconnaître que les Psaroniées, ont de grandes affinités avec les Marattiées. Pourtant nous ne devons pas oublier que cette opinion est basée essentiellement sur les caractères des fructifications. Au point de vue anatomique le problème reste toujours entier; c'est pourquoi nous croyons devoir l'examiner brièvement.

Dans la discussion des affinités des *Psaronius*, la structure de la trace foliaire et l'anatomie du stipe doivent naturellement être mises au premier plan; le revêtement radiculaire fournit aussi des caractères, mais seulement de second ordre. Or la trace foliaire des *Psaronius* appartient au même type, que celle des Osmondacées; c'est une chaîne simple, à épaisseur uniforme sur toute son étendue, à extrémités antérieures recourbées en crosses, à pôles nombreux placés à l'intérieur de la concavité. D'autre part, l'anneau vasculaire simple (solénostèle) du stipe du *Psaronius Renaulti*, le type le plus ancien de la famille, est vraisemblablement dérivé d'un cylindre ligneux plein homogène, tapissé de liber, analogue à celui que l'on suppose avoir existé chez les ancêtres des Osmondacées permienes; mais la médullation chez les *Psaronius* s'est probablement produite aux dépens des pochettes foliaires et non par différenciation interne du système. Ajoutons que le système vasculaire du stipe de *P. Renaulti* est plus évolué que celui des *Thamnopteris*. *P. Renaulti* possède déjà nettement les caractères des *Psaronius*; de même *Thamnopteris* se rattache clairement aux Osmondacées.

La trace foliaire des *Psaronius* offre des analogies plus marquées avec celle des Cyathéacées ou plus exactement avec celle des Dicksoniées (*Dicksonia*, *Cibotium*).¹⁾ Ces analogies résident dans la forme

¹⁾ Voir la discussion de la position systématique des *Psaronius* dans A. C. Seward, Fossil Plants, Vol. II, p. 424.

générale et dans la propriété de donner une bande interne par union des deux crosses antérieures dans le plan de symétrie. La trace foliaire des *Cibotium* est toutefois plus différenciée que celle des Psaroniées: elle possède des plis doubles très accusés sur l'arc postérieur et les divergeants, qui la composent, avec leurs ailes très rabattues en avant ont un aspect très spécial. D'ailleurs ce type de trace foliaire, avec plis plus ou moins accusés sur l'arc postérieur et système interne, peut se rencontrer chez d'autres types comme les *Matonia* et les *Dipteris*. Pour préciser la signification de ces analogies, il faudrait évidemment que la structure de la trace foliaire psaronienne et son mode de ramification aient été étudiés dans tous leurs détails. Malheureusement la rareté des *Stipitopteris* n'a pas permis jusqu'ici de faire cette étude.

Le stipe des Dicksoniées possède un anneau vasculaire souvent ondulé, composé de lames apolaires réparatrices épaisses, alternant avec les génératrices foliaires; les ondulations sont dues aux départs foliaires. Chaque lame peut être enfermée dans un étui de sclérénchyme. Il y a parfois des massifs internes, divergeants fermés, provenant de la base des branches ascendantes des plis directs. Ces divergeants se rejettent plus ou moins vite sur les apolaires réparatrices.¹⁾

Un type intéressant à signaler est le *Saccoloma adiantoides*; le stipe de cette espèce avec ses cercles réparateurs internes réalise un dispositif tout à fait comparable à celui des *Psaronius*.²⁾ Mais contrairement aux *Psaronius*, les bandes réparatrices des Cyathéacées sont dépourvues de protoxylème; les cordons vasculaires corticaux des Cyathéacées ne sont pas non plus homologues des bandes périphériques des *Psaronius*, puisqu'ils sont des portions vasculaires, plus ou moins étendues, de la partie comprise entre les plis directs, qui rentrent individuellement dans les réparatrices. Au total, les affinités des Psaroniées avec les Cyathéacées ne sont pas aussi étroites, qu'on serait tenté de le supposer d'après une comparaison superficielle des traces foliaires ou des systèmes vasculaires des stipes. Le caractère arborescent est insuffisant pour établir une parenté entre les deux familles et le revêtement radiculaire des *Psaronius* offre des particularités, qui jusqu'ici n'ont été signalées que chez eux.

Chose curieuse, c'est avec les Marattiales que les *Psaronius* offrent le moins de ressemblances au point de vue anatomique. A première

¹⁾ J. P. Lachmann, Contribution à l'histoire naturelle de la racine des Fougères. Lyon 1889.

²⁾ A. G. Tansley, The evolution of the Filicinean vascul. system, p. 200.
G. Mettenius, Über den Bau von *Angiopteris*. Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., t. VI, 1863, Pl. VI.

vue, on remarque des différences profondes entre les deux types, aussi bien dans la structure de l'axe, que dans celle des frondes.

La trace foliaire des Marattiées, prise à son plein épanouissement chez l'*Angiopteris evecta*, par exemple, possède plusieurs chaînes excentriques, fermées en avant, à l'exception de la dernière représentée par un arc ouvert. Les massifs libéro-ligneux tendent à se fragmenter en petites chaînes à 2, 3 ou 1 pôles. L'émission des sorties destinées aux pétioles secondaires intéresse à la fois le cercle externe et les chaînes internes, jusqu'à l'arc central. Ce dispositif est tout différent de celui des *Psaronius*. La trace foliaire des *Psaronius* peut, il est vrai, développer aussi

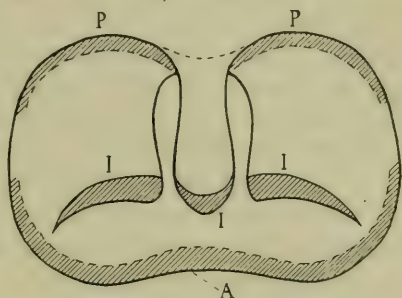


Fig. 59. *Megaphyton Mac Layi* Lesquereux. — Trace foliaire paraissant indiquer un renforcement du système interne aux dépens de l'arc postérieur. P, P, arc postérieur; I, I, système interne; A, arc antérieur fermé en avant. D'après M. R. Zeiller.

un système interne ouvert en avant; nous noterons même que chez le *Megaphyton Mac Layi* Lesquereux¹⁾, la bande interne paraît prendre naissance aux dépens de la région médiane de l'arc postérieur (fig. 59), caractère qui rappelle un fait signalé par Mettenius et M. Gwynne Vaughan chez les Marattiées actuelles²⁾: c'est l'intervention des faisceaux externes de la trace sortante dans la constitution de l'arc interne des *Angiopteris*. Mais la bande interne des pétioles de *Psaronius* ne prend pas part à l'émission des sorties.

Dans une étude parue en 1905, M. Rudolph a tenté de justifier le rattachement des Psaroniées aux Marattiales en se basant uniquement sur l'anatomie du stipe.³⁾ Nous examinerons rapidement les principales conclusions de son travail.

Le système vasculaire du stipe des Marattiées comprend un très grand nombre de massifs, distribués suivant plusieurs cercles concentriques; il y aura par exemple deux cercles plus un système central. Chaque massif représente une chaîne de divergeants ou parfois même un seul divergeant. Dans le cas le plus simple, la trace foliaire est

¹⁾ R. Zeiller, Etudes sur le terrain houiller de Commeny. Flore fossile, 1^{ère} partie. Bull. Soc. Ind. Min., 3^{ème} sér., II, 2^{ème} livr. 1888 et IV, 2^{ème} livr. 1890, Pl. XL, fig. 3.

²⁾ D. T. Gwynne Vaughan, On the anatomy of *Archangiopteris Henryi* and other Marattiaceæ. Ann. of Bot., Vol. XIX, 1905, p. 259.

³⁾ K. Rudolph, Psaronien und Marattiaceen. Op. cit.

constituée toute entière par deux massifs empruntés au cercle externe; ces deux massifs se subdivisent rapidement pour donner les nombreux faisceaux de la fronde. Le vide produit sur le cercle externe par le départ de la trace foliaire sera comblé par des massifs venus du cercle interne.

On constate que tous les faisceaux du cercle externe sont destinés à sortir tôt ou tard dans une fronde; de même tous ceux du cercle interne finiront par passer sur le cercle externe et seront remplacés par des massifs issus du système central. Il résulte de cette description que tous les faisceaux situés sur les deux cercles sont des faisceaux sortants; il n'y a pas à proprement parler de faisceaux caulinaires à l'exception peut-être du petit massif central.

Une trace foliaire doit en définitive son origine à des faisceaux venus du centre; ces faisceaux ont stationné successivement sur le cercle interne, puis sur le cercle externe, où ils ont donné lieu à des anastomoses latérales avec les faisceaux destinés aux autres traces foliaires.

M. Rudolph estime que ce mode d'émission des traces foliaires est comparable à celui des *Psaroniées*. L'absence de massifs réparateurs, appartenant en propre au stipe chez les *Marattiées*, serait due avant tout à la valeur élevée de la divergence foliaire (égale par exemple à $13\frac{1}{34}$), qui amène les traces foliaires en contact direct les unes avec les autres, de sorte qu'il n'y a plus place pour des faisceaux caulinaires. L'insertion de frondes très rapprochées sur un axe court et tuberculeux agit évidemment dans le même sens. Les mêmes causes auraient provoqué la fragmentation des lames vasculaires en plusieurs massifs. M. Rudolph croit pouvoir conclure de son étude, qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre le parcours de faisceaux des *Marattiales* et celui des *Psaronius*. Ce qui donne beaucoup de vraisemblance à cette interprétation, c'est qu'à certains niveaux (par ex.: au voisinage du sommet) dans le stipe de l'*Angiopteris evecta*, les massifs élémentaires deviennent coalescents et semblent constituer de grandes lames réparatrices analogues à celles des *Psaronius*.¹⁾

6. Conclusion du Chapitre VII.

Nous admettons volontiers avec M. Rudolph que le système vasculaire du stipe des *Marattiales* dérive d'une forme analogue à celui des *Psaronius* par dispersion des lames vasculaires; nous admettons également que la même explication peut être étendue à

¹⁾ Voir: G. Mettenius, op. cit. Pl. I, fig. 2.

la trace foliaire. Des transformations de cette nature sont assurément possibles. Il faudrait encore prouver, qu'elles se sont réellement produites.

En fait le système vasculaire caulinaire d'un *Saccoloma* est beaucoup plus semblable à celui des Psaroniées, que celui des Marattiales. De même la trace foliaire d'un *Dicksonia* est plus semblable à la trace psaronienne, que celle d'un *Angiopteris*. Ces analogies ne sont cependant pas suffisantes pour conclure qu'il y a une parenté véritable entre les Dicksoniées et les Psaroniées; il est probable en effet que le système vasculaire a subi une évolution parallèle dans les deux groupes et que nous avons affaire une fois de plus à des phénomènes d'homœomorphie. Cette remarque s'appliquerait également à l'évolution du système vasculaire chez les Marattiées.

Il n'est donc pas permis de considérer le problème comme résolu, tant que l'on n'a pas trouvé des formes de passage nettement caractérisées, soit entre les Psaroniées et les Marattiées, soit entre les Psaroniées et les Dicksoniées.

Il faudrait pour cela découvrir des Cyathéacées et des Marattiées jurassiques, triasiques ou permienes, dont la structure aurait infiniment plus de valeur pour une comparaison avec les Psaroniées, que celle des Fougères actuelles.¹⁾

L'étude des fructifications n'est pas sans suggérer aussi quelques restrictions au rapprochement trop hâtif des Psaroniées avec les Marattiales. S'il est exact, que la plupart des fructifications de *Pecopteris* comme les *Asterotheca*, les *Ptychocarpus*, les *Scolecopteris*, par le groupement des sporanges en synangium, dénotent un ressemblance très grande avec celles des Marattiées, il faut cependant noter qu'à côté de ces formes il en existe d'autres, très différentes, comme les *Sturiella* et les *Senftenbergia*. Les sporanges de *Senftenbergia elegans* Corda sont caractérisés par un anneau apical pluricellulaire; ils ont été comparés à ceux des Schizæacées. Des découvertes récentes²⁾ ont montré, qu'ils appartenaient au *Pecopteris pennaeformis*; or cette espèce, par ses caractères végétatifs, se range incontestablement parmi les vrais *Pecopteris*. Les sporanges de *Sturiella* sont également pourvus d'un anneau apical; ils sont groupés en synangium; ils sont fixés

¹⁾ La découverte de Marattiées à structure conservée dans le Jurassique est parfaitement possible, puisque l'on a trouvé des échantillons fructifiés, qui ont pu être rapportés sans aucun doute aux genres *Marattia* et *Danaea*.

²⁾ R. Zeiller; Sur la flore et sur les niveaux relatifs des sondages houillers de Meurthe et Moselle. Comptes-Rendus Acad. d. Sc. Paris. 27 mai 1907.

Un bel exemplaire de *Pecopteris pennaeformis* fructifié a été trouvé récemment dans le Bassin houiller du Nord. Il confirme pleinement la découverte faite par M. Zeiller à Eply.

à la face inférieure de pinnules pécoptéroïdes.¹⁾ Certains auteurs verront sans doute là une preuve nouvelle de ce que les *Psaronius* sont des Fougères généralisées, réunissant en elles les caractères de plusieurs groupes.²⁾

En résumé, les Psaroniées font plutôt l'impression d'un groupe de plantes déjà très spécialisées. S'il est possible, probable même, que les Psaroniées représentent un rameau détaché de l'arbre généalogique des Marattiales, elles s'en écartent beaucoup par leur structure anatomique. Elles ont évolué rapidement et nous devons prévoir qu'à l'exemple de Inversicaténales, elles ont donné naissance à plusieurs rameaux parallèles; les appareils fructifères de ces divers rameaux ont pu par conséquent se différencier dans des directions variées et réaliser pour eux-mêmes des dispositifs, plus ou moins analogues à ceux que nous trouvons encore chez certaines familles de Fougères actuelles.

Conclusions générales.

La classification des Fougères paléozoïques à structure conservée est actuellement des plus simples: elle comprend trois grands groupes; les Osmondacées, les Inversicaténales, et les Psaroniées. Les représentants de ces trois groupes sont nettement caractérisés comme Fougères. Ils possèdent des caractères anatomiques, permettant de les distinguer les uns des autres en toute certitude.

Les Inversicaténales sont prédominantes dans le Dévonien supérieur, le Culm et le Westphalien inférieur; elles s'éteignent dans le Permien. Les Psaroniées apparaissent dans le Westphalien inférieur; elles atteignent leur apogée probablement dans le Stéphanien, qui est très riche en empreintes de *Pecopteris*; elles s'éteignent dans le Permien. Les Osmondacées apparaissent seulement dans le Permien supérieur. Pour les trois groupes, il est certain que la date d'apparition n'est que provisoire et sera sans doute reculée notablement.

¹⁾ B. Renault, Cours de Botanique fossile, Vol. III, p. 122. 1883.

²⁾ Nous laissons de côté comme trop problématique, la question de savoir, si certains *Psaronius* ont porté des graines, comme on l'a suggéré à la suite de la découverte des graines du *Pecopteris Pluckenetii* par M. Grand Eury.

1° *Osmondacées*. — L'étude des *Osmondacées* fossiles a réalisé un progrès considérable, grâce aux travaux de MM. Kidston et Gwynne Vaughan. La plupart des problèmes, qui se posaient à leur égard, sont résolus dans les grandes lignes. C'est le cas notamment pour les problèmes de la médullation et de l'évolution du système vasculaire du stipe. Tout au plus peut-on souhaiter de voir confirmer certains points par des faits positifs. La découverte d'*Osmondacées* à structure conservée dans le Trias et le Jurassique inférieur nous fournira sans doute les documents, qui nous manquent encore. L'évolution de la trace foliaire osmondacéenne et son origine nécessiteront aussi des recherches sur des formes plus anciennes que les *Thamnopteris* et les *Zalesskya* du Permien.

2° *Inversicaténales*. — Chez les *Inversicaténales* également, beaucoup de questions importantes ont déjà reçu une réponse. Ce sont toutes les questions de faits, celles qui intéressent directement l'anatomie de chaque espèce. Malgré les divergences considérables de structure, que l'on constate soit entre les pétioles secondaires et primaires, soit entre la fronde et le stipe, les paléobotanistes n'éprouvent plus guère d'hésitation à rapporter à une même espèce les différents organes qui lui appartiennent. Seuls les *Cladoxylon* donneraient lieu à une hésitation sur la nature de leurs pétioles; cela tient à ce que l'on n'a pas encore pu observer complètement le mode de ramification de ces stipes.

Les *Inversicaténales* renferment deux familles distinctes, mais voisines: les *Zygoptéridées* et les *Botryoptéridées*. Leur anatomie est bien comprise, mais elle offre des singularités déconcertantes par rapport à celle des autres Fougères. Nous ne sommes pas encore en état d'expliquer la raison d'être de ces singularités. En particulier, la structure axiale des pétioles primaires de *Zygoptéridées*, leurs 4 files de pétioles secondaires, la réduction ou l'absence de limbe foliaire soulèvent des problèmes d'ordre physiologique, difficiles à résoudre. La famille des *Zygoptéridées* est néanmoins la première de toute la flore paléozoïque, dont on ait pu grâce à l'anatomie, grâce à la structure de la trace foliaire prouver l'évolution par rameaux parallèles; on arrivera sans doute au même résultat pour la famille des *Botryoptéridées*.

Parmi les *Zygoptéridées*, les *Cladoxylon* soulèvent les problèmes anatomiques et phylogéniques les plus complexes, que nous ayons rencontrés. Malgré leurs analogies avec une *Zygoptéridée* authentique (*Asteropteris*), leur position systématique demeure douteuse; faute de documents suffisants, on hésite encore à les rapporter aux Fougères ou aux Ptéridospermées. S'il est exact, que les *Cladoxylon* sont les

stipes de *Clepsydropsis*, chose que nous admettrons ici provisoirement, ce seraient les Fougères les plus anciennes, que nous connaissons. Elles offrent le triple caractère d'avoir un système libéro-ligneux étoilé, d'avoir un bois primaire centripète et un bois secondaire très développés dans le stipe. Chez les *Cladoxylon* et les types voisins (*Asteropteris*, *Asterochlaena*), la disposition verticillée des frondes est aussi un caractère à retenir.

3° Psaroniées. — L'origine du revêtement radiculaire des Psaroniées constituait un problème, qui a été résolu grâce aux habiles investigations de M. de Solms-Laubach. L'étude anatomique du stipe et de la fronde de ces Fougères montre que leur position systématique est loin d'être aussi sûre, qu'on l'admet généralement d'après les caractères de leur appareil fructifère. Toutefois, il n'est pas permis de repousser sans preuves, le rattachement des Psaroniées aux Marattiales. La découverte de Cyathéacées et de Marattiées à structure conservée dans le Trias et le Jurassique inférieur permettrait de résoudre ce problème. De même la découverte de nouvelles Psaroniées westphaliennes comme *P. Renaulti* permettrait sans doute d'étudier l'évolution du système vasculaire à l'intérieur de cette famille.

4° Evolution de la différenciation ligneuse chez les Fougères. — L'étude de la différenciation ligneuse dénote la présence d'une certaine quantité de bois primaire centripète dans les pétioles primaires des Zygoptéridées; chez les types les plus anciens (*Cladoxylon*, *Asteropteris*), le bois centripète existe même dans le stipe, qui est pourvu de cordons de protoxylème, lui appartenant en propre. D'une façon générale, le bois primaire centripète tend à disparaître chez les Inversicaténales par réduction de la face antérieure de la trace foliaire.

D'autre part, on a reconnu la présence normale d'un bois secondaire très développé chez quelques types comme *Botrychioxylon*, *Cladoxylon*; cette découverte confirme en passant la possibilité d'un accroissement libéro-ligneux secondaire dans toutes les grandes classes de Cryptogames vasculaires. Un double problème se pose: les Fougères seraient-elles dérivées de formes primitives, 1° par réduction du bois primaire centripète, 2° par perte de l'accroissement libéro-ligneux secondaire?

La comparaison des états successifs de la trace foliaire sortante chez les Osmondacées permienues et chez les Inversicaténales conduit de même à supposer que la différenciation ligneuse centrifuge et tangentielle, si caractéristique des Fougères actuelles, résulte du déplacement des pôles vers la face antérieure de la trace foliaire.

5° Evolution du système vasculaire du stipe chez les Fougères anciennes.¹⁾ — Un premier processus d'évolution se répète parallèlement chez les Osmondacées et les Inversicaténales. Dans ce processus, le système vasculaire est constitué d'abord par un cylindre ligneux plein homogène, tapissé de liber (protostèle); il se transforme successivement en cylindre hétérogène, composé de deux sortes d'éléments ligneux, puis en tube avec moëlle mixte au centre. La médullation du système vasculaire est donc le résultat d'une différenciation interne. On aboutirait finalement à un réseau vasculaire, pourvu de brèches foliaires (dictyostèle); ce dernier degré de différenciation n'est pas encore connu chez les Inversicaténales. Il serait dépassé en un certain sens chez les Psaroniées, qui se compliquent par l'adjonction d'un grand nombre de cercles réparateurs internes; toutefois, il convient de remarquer, que la médullation chez les Psaroniées, a probablement pour origine le prolongement inférieur des pochettes foliaires.

Les stipes des *Cladoxylon* et des *Asteropteris* suggèrent un autre mode d'évolution du système vasculaire. Ils présentent une masse libéro-ligneuse étoilée, dont chaque branche alimente une génératrice foliaire. Une forme analogue se retrouve chez les Sphénophyllées et chez les Lycopodiacees actuelles. L'étoile libéro-ligneuse est-elle primitive? a-t-elle pu donner naissance à une protostèle (masse de bois pleine, tapissée de liber) par condensation? ou bien n'est-elle pas au contraire dérivée d'une protostèle par lobation et dispersion? C'est là une question importante, qui fait désirer très vivement de nouvelles recherches sur les Fougères dévoniennes.

Quelle que soit la réponse, la présence de ce caractère révèle certaines analogies, qui n'avaient pas encore été signalées entre les Fougères anciennes et deux autres classes de Cryptogames vasculaires (Sphénophyllales et Lycopodiales).

6° Evolution de la trace foliaire filicinéenne. — En étudiant les états successifs de la trace foliaire sortante, on arrive à la conception, que la forme primitive de la trace filicinéenne serait une masse de bois pleine à pôle central, tapissée extérieurement de liber (forme protostélique).

La trace zygoptéridienne, la plus spécialisée de toutes, dériverait de cette forme par division du pôle central et déplacement des deux pôles, ainsi produits, vers les bords latéraux du système. Dans la trace botryoptéridienne, le pôle central se rapprocherait du bord

¹⁾ Nous n'aborderons ici qu'une petite partie de la question, qui a été traitée d'une façon plus complète pour toutes les Fougères actuelles et anciennes, par M. Tansley, dans ses Lectures on the evol. of the Filicin. vasc. syst.

antérieur de la masse ligneuse. Mais le processus d'évolution le plus général consisterait dans la transformation de la masse ligneuse pleine en un anneau, qui s'ouvrira à sa face antérieure; ainsi se réaliserait la trace foliaire en fer à cheval des Osmondacées et des Psaroniées. Le résultat final semble être toujours la réduction de la partie centripète du bois primaire (Réduction de la face antérieure de la trace foliaire chez les Zygoptéridées).

7° Problèmes phylogéniques. — La signification phylogénique attribuée aux états successifs de la trace foliaire sortante a permis d'aborder (nous ne disons pas de résoudre) plusieurs problèmes relatifs aux affinités des Fougères paléozoïques entre elles et avec d'autres classes. Il convient de rappeler ici les études de MM. Kidston et Gwynne Vaughan sur la trace foliaire de *Thamnopteris*, de M. Gordon sur celles de *Metaclepsydropsis* et de *Dineuron*, de M^{lle} Benson sur celle du *Botryopteris antiqua*; j'ai utilisé moi-même ce caractère dans la recherche des affinités des différents genres de la famille des Zygoptéridées.

Le problème de l'origine des trois groupes de Fougères paléozoïques est destiné à rester longtemps encore en suspens. On peut, il est vrai, concevoir une forme ancestrale, pourvue d'une masse ligneuse pleine, avec pôles intérieurs au bois et situés au voisinage de la périphérie, dans le stipe; dans la fronde, il y aurait une masse ligneuse pleine à pôle central. Ce schéma est très voisin de celui proposé par M. Tansley.¹⁾

Les résultats les plus nets peuvent s'exprimer de la manière suivante:

Les affinités les plus étroites sont entre les Osmondacées et les Psaroniées d'une part, entre les Osmondacées et les Inversicaténales de l'autre. Ces affinités ne révèlent nullement une descendance directe, mais plutôt une descendance parallèle à partir d'une souche commune hypothétique. Elles ne pourront être précisées, que par la découverte de types plus anciens et plus primitifs dans chaque série.

Aucun des trois groupes ne peut-être considéré comme ancêtre des Ptéridospermées. Nous examinerons cette question plus en détail dans un autre article.

Nous avons déjà fait allusion aux affinités possibles des Inversicaténales avec les Sphénophyllales et les Lycopodiales. Entre les Lycopodiacées actuelles et les genres *Cladoxylon* et *Asteropteris*, les ressemblances signalées peuvent être attribuées surtout à un phénomène d'homéomorphie. Par contre, il semble y avoir des affinités

¹⁾ A. G. Tansley, Lectures on the evolution of the filicinean vascular system.

assez étroites entre les *Sphenophyllum* et les *Cladoxylon*, nous dirions volontiers: plus étroites qu'entre ceux-ci et les Ptéridospermées. Une étude minutieuse de la ramification hétérogène du stipe des *Sphenophyllum* nous renseignera certainement sur la valeur des analogies signalées.

8° Fougères généralisées. — Sous le nom de Fougères généralisées, on a proposé de désigner toutes celles, qui réunissent en elles les caractères de plusieurs familles. Cette notion est certainement intéressante et peut être féconde, mais à la condition d'être maniée avec prudence. Il est facile de trouver des types généralisés parmi nos Fougères paléozoïques; citons seulement: *Thamnopteris*, *Botryopteris antiqua*, *Psaronius Renaulti* (peut-être?). Les *Cladoxylon*, à cause de leurs analogies avec les Sphénophyllées et les Lycopodiacées, seraient des Fougères plus généralisées que les autres. D'autre part, on peut également faire intervenir les fructifications: les Psaroniées et les Inversicaténales, dont les fructifications sont très variées, fourniraient encore à ce point de vue plusieurs types généralisés.

Ces quelques exemples montrent qu'il serait dangereux d'appliquer le nom de Fougères généralisées (Cœnoptéridées) aux seules Inversicaténales, comme l'a proposé M. Seward¹⁾; il ne faut pas oublier, que chez les types les plus anciens de cet ordre, *Clepsydropsis*, *Botryopteris antiqua*, le caractère inversicaténal est déjà fortement marqué dans la trace foliaire.

9° Primofilices. — M. Arber, a proposé le terme de Primofilices, pour désigner un ensemble de Fougères primitives qui auraient donné naissance à tous les grands groupes de Fougères.²⁾ Les Inversicaténales représenteraient simplement un rameau important des Primofilices. Dans les Primofilices rentreraient naturellement la souche commune des Osmondacées et des Psaroniées, celle de ces deux groupes et des Inversicaténales, les Inversicaténales dévoniennes, etc. Plusieurs types, connus seulement par leurs fructifications, ont pu être classés avantageusement parmi les Primofilices. Au point de vue anatomique, les Primofilices ne sont malheureusement représentées jusqu'ici que par les Inversicaténales; la découverte d'autres Fougères susceptibles de prendre place dans ce groupe important serait assurément des plus précieuses.

En résumé, nos connaissances sur les Fougères anciennes à structure conservée présentent aujourd'hui un caractère de certitude et de précision, que l'on n'aurait peut-être pas osé espérer, il y a dix

¹⁾ A. C. Seward, Fossil plants, Vol. II, p. 432.

²⁾ F. A. N. Arber, On the past history of the Ferns. Ann. of Bot. July 1906.

ans. Elles s'accroissent et se perfectionnent chaque jour. L'emploi judicieux des trois méthodes anatomiques énoncées dans l'introduction de cet article est certainement pour beaucoup dans ce résultat. Ces trois méthodes ont permis de résoudre tous les problèmes relatifs à l'organisation interne des Fougères fossiles, sauf peut-être celui des *Cladoxylon*, dont la solution est seulement différée. Elles ont permis également d'aborder les problèmes d'ordre plus théorique, comme l'évolution du système vasculaire, la valeur morphologique de la fronde, l'origine des grands groupes et leurs affinités. C'est plus qu'il n'en faut pour mériter la confiance que les paléobotanistes ont mise en elles.

Exkursionsflora von Java, umfassend die Blütenpflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der im Hochgebirge wildwachsenden Arten. Im Auftrage des holländischen Kolonialministeriums bearbeitet von Dr. S. H. Koorders.

Erster Band: **Monokotyledonen**, mit einer chromolithographischen Tafel, 6 Lichtdrucktafeln und 30 Abbildungen im Text. 1911. Preis: 24 Mark.

Zweiter Band: **Dikotyledonen (Archichlamydeae)**, mit 7 Lichtdrucktafeln und 90 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 36 Mark.

Einer der besten Kenner der javanischen Flora, der sich seit vielen Jahren in Java als Sammler betätigt, hat diese Exkursionsflora verfaßt. Bei dem besonderen Interesse, das Java von jeher für die Botaniker bietet — wohl keinem ist der botanische Garten von Buitenzorg mehr unbekannt — wird vermutlich gerade dieses Werk besonders willkommen geheißen werden. Nicht nur Sammler und Bibliotheken, sondern viele Botaniker werden daher wünschen, die von einem hervorragenden Sachkenner geschriebene Exkursionsflora zu besitzen, die sich nicht nur durch Vollständigkeit, sondern auch durch besonders schöne Abbildungen auszeichnet.

Die Zelle der Bakterien. Vergleichende und kritische Zusammenfassung unseres Wissens über die Bakterienzelle. Für Botaniker, Zoologen und Bakteriologen. Von Dr. Arthur Meyer, o. Prof. der Botanik und Direktor des botanischen Gartens und des botanischen Instituts der Universität Marburg. Mit 1 chromolithographischen Tafel und 34 Abbildungen im Texte. 1912. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Inhalt: I. Vorrede. — II. Die Umgrenzung der Eubakterien und die zu den Eubakterien zu rechnenden Gattungen. — III. Die Stellung der Eubakterien im Organismenreiche. — IV. Die Zelle der Bakterien. 1. Die Größe der Bakterienzelle. 2. Allgemeines über den Bau der Bakterienzelle. 3. Der Zellkern. Historisches. Eigene Beobachtungen. 4. Das Zytoplasma. 5. Die Plasmodiesmen. Allgemeines. Die Plasmodiesmen der Bakterien. 6. Die Geißeln. Allgemeines. Die Geißeln der Bakterien. 7. Die Membran der Zellfäden, Oidien und Sporangien. Morphologie und Biologie der Membran. Die Chemie der Membran der Bakterien. 8. Die Zellsaftvakuole mit der sie umschließenden Vakuolenwand und andere Vakuolen. 9. Allgemeines über die organischen Reservestoffe. 10. Die Reservestoffkohlehydrate der Bakterien. Das Glykogen und das Iogen. Makrochemie der Kohlehydrate. Vorkommen des Glykogens und Iogens bei den Bakterien. 11. Die Fette. Die Reservefette der höheren Pflanzen und der Pilze. Das Fett der Bakterien in chemischer Beziehung. Eigenschaften der Fettropfen der Bakterien. 12. Das Reserveweiß im weitesten Sinne, besonders das Volutin. 13. Die Schwefeleinschlüsse. 14. Der im Zytoplasma liegende Farbstoff der Purpurbakterien. Die Farbe der Bakterien. Das spektroskopische Verhalten der Farbstoffe der Purpurbakterien. Beziehungen zwischen dem Farbstoffe und der Reizbewegung der Purpurbakterien. Ist der Farbstoff der Purpurbakterien ein Chromophyll?

Die Ungleichwertigkeit und das Widerspruchsvolle der über die Bakterienzelle handelnden Arbeiten machten es nötig, daß ein Gelehrter, welcher die nötigen botanischen und zoologischen Vorkenntnisse besitzt und sich selbst eingehend mit der Morphologie der Bakterienzelle beschäftigt hat, daran ging, eine Sichtung des spröden Materials vorzunehmen. Es ist auf diese Weise in dem vorliegenden Werk eine grundlegende kritische Darstellung über das Wesen der Bakterienzelle entstanden, die für die verschiedensten Kreise der Naturforscher von besonderem Werte sein wird.

Die Blitzgefährdung der verschiedenen Baumarten. Von Dr. Ernst Stahl, Professor der Botanik in Jena. 1912. Preis: 1 Mark 80 Pf.

Inhaltsverzeichnis: Einleitung. I. Häufigkeit starker Blitzbeschädigung bei verschiedenen Baumarten. II. Ursachen der verschiedenen großen Blitzbeschädigung der einzelnen Baumarten. Substratbeschaffenheit und Blitzgefährdung. III. Eigenschaften der Bäume und Blitzgefährdung. IV. Oberbeschaffenheit der Baumrinden. Benetzung der Baumrinden. V. Experimentelles. VI. Versuch einer Erklärung der verschiedenen großen Blitzgefährdung einiger verbreiteter Baumarten. Wenig gefährdete Bäume. Stark gefährdete Bäume. Bäume des Mittelmeergebietes. Blitzgefährdung tropischer Bäume. VII. Praktische Folgerungen. Literaturverzeichnis.

Recueil des Travaux botaniques Néerlandais. Publié par la Société botanique Néerlandaise sous la rédaction de M.M. M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers, et F. A. F. C. Went. Vol. VIII (4 Livr.). Avec 50 figures dans le Text et 7 planches. 1911.

Preis: 12 Mark 50 Pf.

Inhalt: Beiträge zur Kenntnis der Gallen von Java. 3. Über die Entwicklung und Anatomie einiger Markgallen und über Kallus. Von W. und J. Docters van Leeuwen-Reynvaan. Mit Fig. 1–6 im Text und Fig. 7–22 auf Tafel I. — Das β -Xantophyll als Blütenfarbstoff in der Gattung Oenothera. Von Dr. J. A. Honing. Mit 6 Fig. auf Tafel II. — Untersuchungen an Oenothera-Früchten und Samen. Von Dr. J. A. Honing. Mit 2 Fig. im Text. — Über indoloide Düfte. Von F. Weehuizen. — Die Periodizität in der Ausbildung der Strahlenblüten bei den Kompositen. Von M. Nieuwenhuis — von Uexküll-Güldenband. Mit 23 Fig. im Text. — Die Entwicklung der Samenknospe bei den Crassulaceen. Von Sara Rombach. Mit 10 Fig. im Text. — Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Von Tine Tammes. Mit Tafel III bis V. — Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze. Von Th. Weevers. Mit 3 Fig. im Text. — Der anatomische Bau des Holzes der Pflropflybride Cytisus Adami und ihrer Komponente. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit 6 Fig. im Text. — Notiz über das Vorkommen von Dipsacae bei den Dipsacae. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Von Tine Tammes. — Eine Heveablattkrankheit im Surinam. Von J. Kuyper. Mit Tafel VI und VII. — Index alphabétique. Von R. de Boer.

Der Tabakbau in Niederländisch-Indien, seine ökonomische und kommerzielle Bedeutung mit besonderer Berücksichtigung von Deli-Sumatra. Von Karl Leonhard Weigand, Hauptadministrator der Senembah-Maatschappij in Deli. Mit 6 Tafeln. [Probleme der Weltwirtschaft. Schriften des Instituts für Seeverkehr und Weltwirtschaft an der Univ. Kiel. Herausgeg. von Prof. Dr. Bernhard Harms. IV.] 1911.

Preis: 7 Mark 50 Pf.

Inhaltsverzeichnis: Vorwort. — Literaturverzeichnis. — Einleitung. — I. Allgemeine Geschichte und Name des Tabaks. 2. Botanische Beschreibung. I. Geschichte des Tabakbaues in Niederländisch-Indien; Land, Lage, Klima. — II. Kolonialpolitische Verhältnisse, Grundbesitz, Grundverpachtung und Landbau, Konzessionen. — III. Unternehmungsformen und Kapital. — IV. Die Technik des Tabakbaues. — 1. Java. A. Die Forstenlande. a) Die Betriebsperiode. b) Die Bodenbearbeitung. c) Die Saatbeete. d) Auspflanzungen und Pflege des Tabaks. e) Die Trockenscheunen. — B. Die Gouvernements-Ländereien. — Sumatra. A. Art der Organisation des Betriebes. B. Die Bodenbearbeitung. C. Die Saatbeete, Auspflanzung, Pflege und Ernte. — V. Wichtige Probleme der Tabakkultur. — 1. Saatzeit und -Gewinnung. 2. Krankheiten und tierische Feinde des Tabaks; ihre Bekämpfung. 3. Die Düngung. 4. „Reboisatie“ (Wiederbewaldung). — VI. Das Arbeitsverhältnis. Arbeitsorganisation, Arbeitsgesetzgebung, Arbeiterbeschaffung und Entlohnung. — Anhang: Freie Leute. — Die Pflanzervereinigung. — VII. Probleme der Untersuchung. 1. Ökonomische und kommerzielle Bedeutung. 2. Steuern und Ausfuhrrecht. 3. Versicherung. — VIII. Niederländisch-Indischer Tabak im Welthandel. — IX. Rückblick und Schlußbemerkung.

Allgemeines Handelsblad vom 23. Nov. 1911:

In beknopten vorm wordt een goed overzicht geboden van de tabaks-cultuur, geschiedenis, ontwikkeling, techniek, handel enz., dat, met het oog op het groote aandeel van Duitschland in het verbruik van Nederlandsch-Indische tabak, de belangstelling onzer oostelijke burens alleszins verdient.

Aan het slot zijner beschouwingen, die, met het oog op de grootere belangrijkheid, in het bijzonder aan de cultuur in Deli zijn gewijd, geeft schr. betreffende de toekomst dier cultuur eenige wenken, die ten onzent overweging verdienen.

Süddeutsche Tabakzeitung vom 26. Nov. 1911:

Nach Durchsicht seines Buches müssen wir anerkennen, daß wir selten ein Werk aus der Tabakliteratur mit solcher Befriedigung gelesen haben, wie im vorliegenden Falle. Nicht allein die meisterliche Beherrschung des Stoffes, sondern, auch dessen zweckmäßige Einteilung und klare Darstellung verdienen ebenso hohes Lob wie die den Leser stets fesselnde, von jeder ermüdenden Trockenheit befreite Schreibweise.

Wir möchten deshalb dieses Werk allen Tabakgewerbetreibenden und insbesondere auch allen mit der Tabakkultur beschäftigten Berufsständen auf das wärmste empfehlen. Jeder derselben wird darin eine Fülle der Anregung und des Wissenswerten finden.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

VIERTER BAND. DRITTES UND VIERTES HEFT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1913

Inhalt.

	Seite
RICHTER, OSWALD: Die Reinkultur und die durch sie erzielten Fortschritte vornehmlich auf botanischem Gebiete	303
LOTSY, J. P.: Fortschritte unserer Anschauungen über Descendenz seit Darwin und der jetzige Stand der Frage	361
GUILLIERMOND, A.: Les Progrès de la Cytologie des Champignons	389

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neue Veröffentlichungen.

Die paläobotanische Literatur. Bibliographische Uebersicht über die Arbeiten aus dem Gebiete der Paläobotanik. Herausgegeben von **W. J. Jongmans.**

Dritter Band: Die Erscheinungen der Jahre 1910 und 1911 und Nachträge für 1909. (II, 569 S. gr. 8^o.) 1913. Preis: 26 Mark.

Früher erschienen:

Erster Band: Die Erscheinungen des Jahres 1908. (IV, 217 S.) 1910. Preis: 7 Mark.

Zweiter Band: Die Erscheinungen des Jahres 1909 und Nachträge für 1908. (IV, 417 S.) 1910. Preis: 18 Mark.

Naturwissenschaftliche Rundschau, XXV. Jahrg., Nr. 43:

Verf. gibt in einem ersten Teile zunächst eine Aufzählung der in diesem Jahre erschienenen Arbeiten, wobei nicht nur solche rein paläobotanischer Natur berücksichtigt sind, sondern auch solche, die einen Vergleich rezenter und fossiler Pflanzen oder mehr speziell geologische Angaben bieten. Der zweite und umfassendere Teil des Werkes enthält sodann eine systematische Inhaltsübersicht jener Schriften. Nicht nur hier werden die einzelnen Gattungen und Arten alphabetisch aufgeführt unter Beifügung des geologischen Horizontes ihres Vorkommens und Angabe des Fundpunktes und der Art, in der sie ihre Bearbeitung gefunden haben, sondern auch für jede geologische Formation findet sich eine Zusammenstellung dessen, was über die fossile Flora dieser Periode erschienen ist.

Die Bakterien im Wein und Obstwein und die dadurch verursachten Veränderungen. Von Prof. Dr. **Müller-Thurgau**, Direktor der Schweizerischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil, und Dr. **A. Osterwalder**, Adjunkt der Schweizerischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil. Mit 3 Tafeln. (Abdruck aus dem Centralblatt für Bakteriologie. 2. Abteilung. Band 36.) 1913. Preis: 6 Mark.

Inhalt: I. Die bisherigen Kenntnisse von den durch Bakterien im Wein verursachten Veränderungen. 1. Das Vorkommen von Bakterien im Wein. 2. Die durch diese Bakterien verursachten Veränderungen. Der Essigstich. Der Milchsäurestich. Die Mannitgärung. Das Zähe- oder Lindwerden. Die Röcker. Das Umschlagen (la tourne et la pousse). Das Mäuseln. Das Ritterswerden. Der Buttersäurestich. Der Säureabbau. — II. Reinzüchtung und Kultur von Weinbakterien. — III. Untersuchungen über 1 von unreingezüchtete Weinbakterienarten. Morphologie, Physiologie und Systematik. 1. Gruppe des *Bacterium mannitolpocum*. (Morphologisches u. physiologisches Verhalten.) 2. Gruppe des *Bacterium gracile*. (Morphologisches und physiologisches Verhalten.) 3. *Micrococcus*-Gruppe. (Morphologisches Verhalten. Physiologisches Verhalten von *Mic. acidovorax* und *Mic. variococcus*.) 4. Diagnose und systematische Stellung der untersuchten 4 Bakterienarten. — IV. Die durch Bakterien verursachten Veränderungen im Wein, beurteilt auf Grund der mit Reinkulturen gewonnenen Ergebnisse. 1. Der Säureabbau. 2. Milchsäurestich und Mannitgärung. 3. Der Mäuselgeschmack. 4. Das Umschlagen der Weine. V. Anwendung der gewonnenen Versuchsergebnisse bei der Beurteilung von Weinen. — Literatur.]

Die Reinkultur und die durch sie erzielten Fortschritte vornehmlich auf botanischem Gebiete.

Von
Univ.-Prof. Dr. **Oswald Richter** (Wien).

Mit 6 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Inhaltsangabe.

	Seite
Einleitung	305
I. Durch die Natur der reingezüchteten Organismen bedingte methodische Fortschritte der Reinkultur	305
1. Das R. Koch'sche Verfahren	305
2. Andere Verfahren	311
3. Festlegung bestimmter technischer Ausdrücke	314
II. Die durch die Reinkultur erzielten Fortschritte vornehmlich auf botanischem Gebiete	315
A. In physiologischer Beziehung	315
I. Algen und Flagellaten	315
1. Grünalgen	315
2. Euglenen	317
3. Diatomeen	318
4. Blaualgen	319
5. Peridineen	319
II. Bakterien	321
Bedeutung deren Reinkultur für die Medizin	321
Bedeutung deren Reinkultur für die Technik	321
Bakterien der Rotte	321
Bakterien der Zellulosezerstörung	321
Bedeutung der landwirtschaftlich wichtigen Bakterien	322
Bakterien des Stickstoffkreislaufes	322
Harnstoffvergärer	322
Nitrifikationsorganismen	322
Stickstoff assimilierende Bakterien	323

	Seite
<i>Bacillus radicolica</i> Beijerinck	323
Purpurbakterien	324
Eisenbakterien	324
Leuchtbakterien	324
<i>Bacillus chitinovorius</i>	324
III. Eumyzeten	324
1. Hefe	324
2. Andere Pilze	327
Hutpilze	327
Holzzerstörende Pilze	327
Leuchtende Pilze	327
Mucorineen	327
Askomyzeten	328
<i>Aspergillus</i>	328
Soorpilz	328
Ernährungsphysiologische Studien mit Pilzen	329
IV. Die Reinkultur als Mittel zur Überprüfung der Verhältnisse der Symbiose	329
1. Flechten	329
2. Andere Symbiosen von Algen	330
3. Symbiosen höherer Pflanzen mit Pilzen und Bakterien	330
Orchideen	330
<i>Alnus</i> und <i>Myrica</i>	331
Eriaceen	331
<i>Lolium temulentum</i>	331
Bakterienknoten in Blättern von Pavetten und Ardisien	331
4. Symbiosen von Tieren mit Pilzen, Bakterien und Algen	332
Die Symbiose von <i>Sporotrichum Poae</i> Peck mit <i>Pediculopsis</i> <i>graminum</i> Reuter	332
Symbiotische Hefen bei Homopteren	332
Symbiotische Bakterien bei Aphiden, Blattiden	333
Symbiotische Algen bei <i>Hydra</i> , <i>Stentor</i>	334
V. Die Bedeutung der Reinkultur zum Nachweis von unsichtbaren Krankheitserregern und Ultramikroorganismen	334
VI. Die Reinkultur höherer Pflanzen	335
B. In systematischer Beziehung	339
I. Die Hypothesen der Pleomorphie und der Anamorphose des Proto- plasmas	339
Die Hypothese der Pleomorphie auf mykologischem Gebiete	340
Die Hypothese der Pleomorphie auf bakteriologischem Gebiete	340
Die Hypothese der Pleomorphie auf algologischem Gebiete	341
Die Anamorphose des Protoplasmas	342
II. Andere für die Systematik verwertbare Ergebnisse	343
Auf algologischem Gebiete	343
Auf bakteriologischem Gebiete	344
Mycobacteriaceae	345
Myxobakterien	346
<i>Fungi imperfecti</i>	349
Eumyzeten	349

	Seite
Die Anwendung der Reinkultur auf zoologischem Gebiete	349
Amöben, Infusorien, Daphnien	349
III. Die Mängel der Reinkultur	350
Bei systematischen Fragen	350
Vom physiologisch-biologischen Standpunkte	350
IV. Biologisch beachtenswerte von Tieren erzielte Reinkulturen	
in der Natur	352
Pilzgärten der Atta-Arten	352
Pilzgärten der Haar- und Höckerameisen	353
Pilzgärten von <i>Lasius fuliginosus</i>	353
Pilzgärten der Termiten	353
Ambrosia der Ambrosiagallmücken	353
Ambrosia der Borkenkäfer	354
Namenregister	355
Literaturverzeichnis	356

Die Reinkultur ist heute eine auch auf botanischem Gebiete so oft und mit so großem Erfolge angewendete Methode, daß es am Platze schien, 1. die Vervollkommung, die sie vielfach erfuhr, sowie 2. die durch sie erzielten Fortschritte auch in der vorliegenden Zeitschrift eingehender darzustellen. Dabei sollen 3. die Fehler der Methodik nicht verschwiegen bleiben und endlich 4. von Tieren erzielte biologisch interessante Reinkulturen von Pilzen mit in den Rahmen der Betrachtung einbezogen werden. Durch den Hinweis auf die vorgebrachten Momente ist schon die naturgemäße Gliederung der vorliegenden Arbeit gegeben.

I. Durch die Natur der reingezüchteten Organismen bedingte methodische Fortschritte der Reinkultur.

1. Das R. Koch'sche Verfahren.

Indem ich bezüglich der üblichen Ausführung des R. Koch'schen Verfahrens und bezüglich der Variante, die Nährsubstrate in den Eprouvetten durch Drehen erstarren zu lassen auf die gebräuchlichsten Praktika und Lehrbücher der Bakteriologie (Benecke, Fischer, Hueppe, Kramer, Küster, Migula, Art. Meyer, Neumann und Lehmann, Smiths, Strasburger) verweise¹⁾, mag sofort mit jenen Abänderungen begonnen werden, die die ver-

¹⁾ vgl. auch Oswald Richter, „Kultur, Reinzucht“ usw. 1912.

schiedenen Züchter auf Grund ihrer physiologischen Studien an gewissen reinkultivierten Organismen als besonders vorteilhaft für deren Reinzucht angegeben haben.

Eines der bekanntesten Beispiele für die Art, wie man das R.¹⁾verfahren sozusagen der Natur des reinzuzüchtenden Organismus anzupassen hat, ist die R. von Hefen auf Bierwürzelatine. Es hat sich gezeigt, daß nur sehr wenige Organismen auf Bierwürzelatine²⁾ zu gedeihen vermögen. Damit behauptet die Hefe schon nach der ersten Impfung vom Rohmaterial auf Gelatine das Feld und es braucht kaum zwei Zwischenimpfungen, um die a. R.³⁾ zu erzielen.

1890 hat Zumstein eine Arbeit veröffentlicht, in der er über die geglückte a. R. von Euglenen berichten konnte. Diese Organismen erwiesen sich als ungemein widerstandsfähig gegen Zitronensäure, die sie ohne Schaden sogar in 2proz. Lösung vertragen. Da nur die wenigsten Bakterien diese Säurekonzentration auszuhalten vermögen, vereinfacht sich die R. außerordentlich. Eine sterilisierte organische Nährlösung (z. B. Erbsenwasser) mit 2proz. Zitronensäure wäre somit nach Zumstein eine selektive Nährflüssigkeit, mit der die a. R. der Euglenen in kürzester Zeit gelingt. Der Widerstandsfähigkeit gegen Zitronensäure entsprach auch die Tatsache, daß sich die *Euglena* auf 5—20proz. (!) Gelatine relativ gut kultivieren ließ. Ich möchte aber nicht verschweigen, daß E. G. Pringsheim (1912/3) mit Zumstein's Methode zu keinem Resultate kam. Hingegen sei nach seinen Erfahrungen für Euglenen 2proz. Agar-Agar mit 0,1proz. Asparagin ein weit geeigneterer selektiver Nährboden. Dabei komme dem Züchter die Phototaxis der Schwärmer sehr zustatten. Über die Zucht mariner Euglenen und Flagellaten vgl. Schüller, J. (1910).

* *

1909 hatte ich Gelegenheit, die Ergebnisse meiner Versuche mit einer farblosen Diatomee, der *Nitzschia putrida* Benecke, zu schildern. Bei diesem Organismus kommen als wertvolle Hilfsmittel zur R. zwei Eigenschaften in Betracht: 1. ihre Fähigkeit, sich an Glas durch Schleimklümpchen festzuhaften und 2. die große Bewegungsfähigkeit der Diatomee. Beide, einmal als Vorteil erkannt, muß sich der Züchter zunutze machen; daher gestaltet sich die R. in diesem Falle wie folgt:

Das Rohmaterial, schon nach Schwefelwasserstoff riechende zerfallende Fucusstückchen, die massenhaft farblose Diatomeen enthalten,

¹⁾ R. = Reinkultur.

²⁾ 1000 cm³ Bierwürze; 100 g Gelatine.

³⁾ a. R. = absolute Reinkultur, vgl. p. 314.

wird auf Objektträger in Triester Meerwasser gegeben. Dabei haften sich die Diatomeen mit ihren Schleimklümpchen auf dem Glase fest. Dann spült man mit starkem Strahle gekochtes oder ungekochtes Triester Meerwasser mit der Spritzflasche über den Objektträger. Dabei werden alle mazerierten Zellen, fast alle Bakterien, sämtliche Älchen und andere Verunreinigungen weggeschwemmt und nur die Diatomeen bleiben. Man braucht sie nun noch auf sterilisierte Agarscheiben (18 g Agar auf 1000 T. Triester Meerwasser) abzustreifen oder mit dem Objektträger zu übertragen. Nun kommt dem Züchter das Bewegungsvermögen der Diatomee zustatten. Es dauert kaum ein paar Stunden und die Diatomee hat sich schon 1—1½ cm weiter bewegt, wo sie, fern von den eventuell mit übertragenen Bakterien, reingescheuert von anhaftenden Verunreinigungen, sozusagen der weiteren Behandlung harret. Da sie eine direkte Berührung mit der starren Platinnadel nicht verträgt, schneidet man mit der zusammengedrückten Platinöse das Stück Agar, auf dem sie liegt, aus und überträgt es in eine neue, bereitstehende Schale. So kann die erste Übertragung schon zur a. R. führen, sicher aber die dritte. Hier liegt ein Fall einer später noch zu schildernden R.form vor — eine Einzellkultur, die es z. B. ermöglichte, die Gültigkeit des Pfitzer-Mac Donald'schen Gesetzes zu erweisen, sowie Studien über Variationen der Diatomee durchzuführen. Von anderen Arbeitsmöglichkeiten und Erträgen, die diese R.form mit sich bringt, später (p. 312, 314, 343, 345).

Ein anderer Fall der R. ist vor nicht langer Zeit von Küster (1908) beschrieben worden, dem es zum ersten Male gelang, eine farblose Peridinee, das *Gymnodinium fucorum*, in a. R. zu ziehen. In diesem Falle kommt dem Züchter wieder der Umstand sehr zustatten, daß der Säuregehalt einer 10proz. Gelatine von der Peridinee unschwer, von Bakterien kaum ertragen wird. Sehr vorteilhaft ist für diese Art der Isolierung die Verwendung enzystierten Materials. Aus den Zysten kriechen dann die Tochterindividuen unter amöboiden Formveränderungen aus und schicken sich alsbald zu neuer Zystenbildung an.

Organismen, etwa Algen, die sich infolge ihres Chlorophyllgehaltes durch die Assimilation der Kohlensäure ohne Zufuhr organischer Substanzen zu ernähren vermögen, werden anders zu züchten sein als solche, die organische Substanzen brauchen. Es wird genügen, wenn man ihnen die Mineralsalze bietet, die sie benötigen und eine erstarrbare gallertige Substanz, die ihre Trennung ermöglicht. Damit kommen wir zu der Einführung des Mineralsalzagars in die R.

Rezept des M.S.A. = Mineralsalzagar.

Man wäge 18 g käufliches Agar-Agar¹⁾ in Stücken, zerschneide es mit der Schere in 1—2 cm lange Stückchen, gebe sie in ein Einsiedeglas, das mit Organin überspannt ist, führe durch eine Öffnung ein mit der Wasserleitung verbundenes Glasrohr ein und wässere so das Agar etwa 24 Stunden. Dadurch gehen die im Agar noch vorhandenen, in Wasser löslichen organischen Verbindungen in Lösung, was für die Erschwerung der Bakterienentwicklung im späteren Nährboden von größter Bedeutung ist. Um diese Lösung der organischen Verbindungen noch zu vervollständigen und die etwa aus dem Leitungswasser ins Agar ausgetretenen Salze zu entfernen, wird nun das Leitungswasser vom Agar abgeschüttet und mit destilliertem Wasser überschichtet, das noch je zwei- bis dreimal in weiteren 2 Tagen gewechselt wird. Schließlich wird das Agar in einem Becherglase aus schwer löslichem Glase (Jenenser) im Sterilisator gelöst, filtriert und je nach der zu kultivierenden Alge mit Nährsalzen versehen (vgl. p. 310). Damit ist das M.S.A. zum Einfüllen in die Eprouvetten und Kölbchen fertig.

Diesen wichtigen R.nährboden, der sich außerordentlich bewährt hat, hat Beijerinck 1891 in die Technik der R. eingeführt. Beijerinck kultivierte damit den *Protococcus vulgaris* u. v. a. Grünalgen rein. Den gleichen Nährboden benutzten Krüger, Artari, Grinzesco, Treboux, E. Pringsheim u. v. a. auch zur Zucht von Grünalgen. Mir gelang es, darauf die Diatomeen *Nitzschia Palea* und *Navicula minuscula*, Tischutkin einige Diatomeen, Treboux eine *Navicula*, Meinhold die *Nitzschia Palea*, die *N. dissipata* und die *Navicula minuscula*, Tischutkin (1897), mir (1903), Boresch (1909), Magnus und Schindler und E. Pringsheim (1912), Blaualgen zu ziehen usf. Selbstverständlich läßt sich ein solches Agar auch dann verwenden, wenn für gewisse Fragestellungen das Vorhandensein von Bakterien nicht stört, etwa wie bei der Beobachtung des Entwicklungskreislaufes einer Alge (G. Klebs 1896 und dessen Schule), dann bei der Frage nach der Notwendigkeit des Na für braune Meeresdiatomeen (Oswald Richter, 1909) oder der nach der Abhängigkeit der Farbstoffbildung der Blaualgen von den gebotenen Nährsalzen (Boresch 1909, Magnus und Schindler 1912) u. dgl. m.

Es sei endlich darauf hingewiesen, daß auch noch andere Momente bei der R. eine ganz bedeutende Rolle spielen, die bei Nichtberücksichtigung das Resultat überhaupt in Frage stellen können.

Das bisher geschilderte Verfahren bezieht sich bloß auf Organismen, die an die normalerweise in der atmosphärischen Luft vor-

¹⁾ Agar-Agar ist der Thallus der Algen *Gelidium* und *Gracilaria*, chemisch im wesentlichen Gelose. Es erweist sich günstiger als etwa gallertige Kieselsäure, aus der die bei deren Herstellung sich notwendig anhäufenden Chloride schwer auszulaugen sind. Nach E. Pringsheim soll sich übrigens gerade die gallertige Kieselsäure, die von Winogradsky und Beijerinck zur Zucht von Nitrifikationsbakterien und Amöben verwendet wurde, zur a. R. von Oszillarien eignen.

kommenden Sauerstoffmengen angepaßt erscheinen. Wenn nun aber anaërobe Bakterien zu kultivieren sind, dann muß durch geeignete Modifikation das R.verfahren dieser Eigenheit Rechnung tragen durch Unterbringen der Kulturschalen in evakuierten Glocken, durch Unterbringung von Epruvetten in mit Pyrogallol und Kalilauge sauerstofffrei gemachten Kulturgläsern u. a. m. Bei manchen anaëroben Bakterien genügt der Sauerstoffabschluß, den man durch eine dicke Agarschichte erzielt. So hat z. B. Molisch (1907) Purpurbakterien in der Weise a. r.¹⁾ gezüchtet, daß er sie in flüssiges Agar in Epruvetten eintrug, das Agar gut durchschüttelte und erstarren ließ. Bei starkem Lichte entwickelten sich die Bakterienkolonien bald in den tiefsten Schichten des Agars. Sollte nun überimpft werden, so zerschlug Molisch den Epruvettenboden in einer sterilisierten Petrischale und brach die Epruvette, soweit sie mit Agar gefüllt war, vom oberen Teile ab. Durch diesen Vorgang war nun gerade der Kolonien enthaltende Teil des Agars in einem sterilisierten Raume (Petrischale) so freigelegt, daß von den Kolonien abgeimpft werden konnte, was wieder mit einem in Epruvetten befindlichen flüssigen Agar, das nach dem Schütteln erstarren gelassen wurde, in der oben beschriebenen Weise geschah. Diese Methode hat E. G. Pringsheim jüngst auch für Euglenenr. bei einem mit verdünnter Zumstein'scher Lösung hergestellten Agar mit Erfolg verwendet.

Es mag nun noch der Fall beschrieben werden, wo Organismen sich durch ein erhöhtes Wärmebedürfnis auszeichnen. Läßt man Pflanzen in großen Mengen aufgehäuft liegen, wie dies bei Heu- und Misthaufen geschieht, so tritt bekanntlich eine sehr starke Wärmeentwicklung auf, für deren Zustandekommen u. a. auch sehr stark atmende Bakterien und Pilze verantwortlich zu machen sind, die, wie Miehle (1907) gezeigt hat, bei Temperaturen üppig gedeihen bzw. sich lebhaft bewegen, bei denen die meisten anderen Organismen zugrunde gehen und die bei Temperaturen kaum ein Lebenszeichen von sich geben, die anderen Organismen am besten zusagen. Damit ist schon, wie bereits Miquel (1879), Globig (1887), F. Cohn (1893), Max Fadyen und Blaxall (1894) u. v. a.²⁾ erkannt haben, ein wichtiges Hilfsmittel für ihre R. an die Hand gegeben. Der Experimentator wird die geimpften Schalen, gegen zu rasches Austrocknen geschützt, in einem Thermostaten bei rund 40° C halten, womit er sozusagen gewonnenes Spiel hat, da eben nur die thermophilen (hohe Temperatur liebenden) Organismen eine so starke Temperaturerhöhung aushalten und bald reingewonnen sind.

¹⁾ a. r. = absolut rein.

²⁾ Vgl. die reichhaltige Literaturzusammenstellung in Noack's schöner Arbeit über thermophile Organismen.

Was endlich die Reaktion des Substrates anlangt, so ist allgemein bekannt, daß die Bakterien und Algen besser bei alkalischer, Pilze bei saurer Reaktion gedeihen.

Nach dieser allgemeinen Charakteristik des Koch'schen Verfahrens und seiner durch bestimmte Probleme bedingten Modifikationen mögen einige Rezepte folgen, die sich für die Kultur verschiedener Organismen besonders wertvoll erwiesen haben.

I. 1000 T. Leitungswasser	} für die meisten Süßwasserbakterien und Pilze verwendbar, ebenso für a. R. von Grünalgen. <i>Stichococcus bac.</i>
5 g Pepton	
5 „ Dextrin	
Spur Liebig's Fleischextrakt.	
Dazu 100 g Gelatine, wird alkalisch gemacht und geklärt.	

Ohne Abstumpfung der Säure für Pilze besonders brauchbar.

II. dto. statt Gelatine 18 g Agar — reagiert schon schwach alkalisch. Brauchbarkeit s. bei I.

III. 1000 T. Leitungswasser	} nach Molisch vorzüglich zur Kultur von Süßwasserpurpurbakterien.
5 g Pepton	
5 „ Dextrin oder Glycerin	
sonst wie oben.	

I—III durch 30 g ClNa auf den Liter für die betreffenden Meeresformen geeignet.

IV. Leuchtbakteriengelatine	V. Mineralsalzagar M.S.A. zur Algenkultur
1000 T. dest. Wasser	a) 1000 T. dest. W. b) 1000 T. dest. W.
10 g Pepton	0,2 g K_2HPO_4 0,2 g K_2HPO_4
5 „ Glycerin	0,1 „ $Ca(NO_3)_2$ 0,2 „ KNO_3
Spur Fleischextrakt	0,05 g $MgSO_4$ 0,05 g $MgSO_4$
100 g Gelatine	Spur $FeSO_4$ Spur $FeSO_4$
30 „ Kochsalz.	18 g gewässertes Agar 18 g gewässertes Agar.
Die Gelatine wird schwach alkalisch gemacht und geklärt. Für das Agar 18 g Agar als Zusatz.	

VI. Diatomeenagar für braune Süßwasserformen	VIII. Agar für die Kultur einer farblosen Meeresdiatomee
1000 T. dest. Wasser	a) 1000 T. dest. W. 0,05 g $MgSO_4$
0,2 g K_2HPO_4 0,01 g $K_2Si_2O_5$	20 g ClNa 0,2 „ $Ca(NO_3)_2$
0,2 „ $NaNO_3$ oder 0,1 g $CaSi_2O_5$	od. $CaCl_2$
0,05 g $MgSO_4$	1 g Leuzin
Spur $FeSO_4$	Spur $K_2Si_2O_5$
18 g gewässertes Agar.	u. Spur $FeSO_4$
VII. Diatomeenagar für braune Meerwasserformen	0,2 „ K_2HPO_4 18 g Agar.
wie in VI.	b) 1000 T. Triest. c) Zur Reingewinnung
dazu 10 oder 20 g ClNa.	5 g Pepton 1000 T. Triest.
	5 „ Dextrin Meerw.
	18 „ Agar 18 g ungewässert. Agar.

Eine sehr wertvolle Rezeptsammlung findet sich in Küster. A. z. K. v. M. (s. p. 314 Anm.).

Indem ich nun bezüglich sehr brauchbarer Rezepte zur Kultur von Planktonorganismen auf die Publikation von Allen und Nelson aufmerksam mache, sei es mir noch gestattet, auf zwei Arbeiten von Czapek und Kohn hinzuweisen, die manche wertvolle Winke bezüglich der Methodik der Herstellung von Nährböden enthalten. Die Autoren wiesen nämlich vor allem nach, daß die Minimalkonzentrationen für die Entwicklung der zuerst auftretenden Wasserbakterien für Traubenzucker bei $198 \cdot 10^{-10}$ bis $198 \cdot 10^{-13}$ Proz. liegt und daß schon 5 Proz. des Stoffes als Nährquelle hinter Harnstoff, Kaliumazetat u. dgl. zurückbleiben. Es ist deshalb nicht unmöglich, daß die Bakterien den häufig recht hohen osmotischen Druck, der sich in den landläufigen erstarrenden Nährböden findet, nicht vertragen und deshalb nicht isoliert werden können. Dies ist gewiß sehr zu beachten und bei der hygienischen Beurteilung des Wassers (Mez 1898) und bei Versuchen, wie über die Gewinnung der Organismen des Äroplanktons (Miquel, Saito, Molisch), sehr zu berücksichtigen.

Es ist nur natürlich gewesen, daß dem am meisten verwendeten bei der Besprechung der R.verfahren der breiteste Raum zukam und nun nur noch etliche R.methoden besprochen werden, die sich bei verschiedenen Gelegenheiten recht gut bewährt haben.

2. Andere Verfahren.

Eine sehr alte Methode ist die des Herausfangens des Organismus mit einer Glaskapillare. Man paßt selbstverständlich den Kapillardurchmesser der Größe des Organismus an. Das Fangen erfolgt entweder durch Zuhilfenahme des Wasserdruckes, indem man die mit dem Finger geschlossene Kapillare in die Nähe des Organismus hält und dann plötzlich den Finger abhebt oder so, daß man an der Kapillare saugt und mit einer Menge Flüssigkeit auch den interessanten Organismus in die Kapillare bringt. Apparate zur sichereren Führung der Kapillare unter Lupe oder Mikroskop erhöhen die Sicherheit des Erfolges. Nach der ganzen Schilderung schon leuchtet es ein, daß diese Methode im allgemeinen auf größere Organismen beschränkt bleiben wird. Mit ihr hat denn auch in jüngster Zeit Jacobsen (1910) bei seinen R. von Volvocineen mit sehr gutem Erfolge gearbeitet.¹⁾ Von großer Bedeutung ist selbstverständlich der Umstand, daß die Methodik zu sog. Einzellr. führt, was insbesondere für vererbungstheoretische Fragen von größter Bedeutung sein kann. In dieser Beziehung ist sie der Koch'schen Methode in

¹⁾ Jacobsen modifizierte das Verfahren auch in der Art, daß er die Organismen wie in Pfeffer's Bakterienfalle chemotaktisch einschwärmen ließ.

der landläufigen Ausführung entschieden überlegen. Vgl. die Untersuchungen Hansens, der zeigte, daß die meisten Kolonien bei diesem Verfahren von 2—3 Zellen ausgehen.

Wenn Schouten (1905) angibt, er halte die Methode auch für Bakterien verwertbar, so möchte ich dagegen doch im Hinblick auf deren Kleinheit Bedenken äußern.

In mancher Beziehung verwandt mit dieser Methode ist die von Burgeff mit den zur Impfung von Orchideenpilzen verwendeten ineinander schiebbaren Kapillaren, mit denen er aus dem Innern von Knollen infizierte Stücke steril ausstanzte. Nach exakter Reinigung der Außenseite der Knolle stößt man nach Burgeff mit der äußeren Kapillare ein Stück aus, das mit Hilfe der inneren aus der äußeren heraus- und direkt ins Innere der Agarmasse hineingedrückt wird. Alsbald treibt der Pilz im Salepagar üppig und gewöhnlich a. r. aus.

Selbstverständlich ist die vielfache (fraktionierte) Überimpfung in Flüssigkeiten auch von großem Werte. Sie wurde schon vor Koch von Hansen zur Hefer. benutzt und leistete ihm durch die Erzeugung der aus je 1 oder 2 Zellen gebildeten „Hefeflecke“ und Miquel bei seinen Diatomeenr. ganz vorzügliche Dienste.

In der Praxis der Bierbrauerei und beim Studium der Heferassen endlich hat sich besonders die von P. Lindner in die Literatur eingeführte Einzellr.methode eine vielfache Anwendung gesichert. Sie besteht darin, daß man die mit Hefezellen versehenen Kulturtröpfchen mit einer sterilen Zeichenfeder in Strichform auf den Objektträger aufträgt. Es lassen sich die Hefezellen auf diese Art sehr gut voneinander trennen und zum Ausgangsmaterial neuer Generationen von Hefezellen machen.

Damit ist schließlich noch ein Moment hervorgehoben, das zu bestimmten Kulturverfahren Veranlassung gab, die sehr wichtige mikroskopische Kontrolle auch bei sehr starken Vergrößerungen. In dieser Beziehung sind insbesondere Brefeld's großangelegte Untersuchungen über die Schimmelpilze tonangebend und muster-gültig geworden. In geeigneten mikroskopischen, den sog. Recklinghausen'schen Kammern gelingt es unschwer, den Entwicklungszyklus eines Schimmelpilzes oder einer Bakterie völlig lückenlos zu verfolgen.

Ich habe nun nur noch darauf hinzuweisen, daß in manchen Fällen auch nicht eines der geschilderten R.verfahren zu einem positiven Ergebnisse führt, daß in diesen Fällen vielmehr die zu züchtenden Organismen so kapriziös sind, in so eigensinniger Art jedem R.versuche spotten, daß es der größten Ausdauer und Geduld und einer genialen Kombinationsgabe des Züchters bedarf, um auch sie gefügig zu machen. Als Beispiel für solche Fälle sei Nocard's

und Roux' R. des Pneumonieerregers, des Erregers der Lungenseuche der Rinder, angeführt. Dieser Organismus ist so sehr an seinen natürlichen Aufenthaltsort, den Tierkörper, angepaßt, daß jede Entnahme von seinem natürlichen Platze den Organismus sicher vernichtet. Nocard und Roux kamen nun auf die Idee, die von Metchnikoff zum ersten Male zum Studium von Bakteriengiften in ihrer Wirkung auf Tiere benutzten Kollodiumsäckchen für die Zucht des Lungenseuchenerregers zu verwenden, wodurch der Erfolg gesichert war. Metchnikoff fand nämlich seinerzeit, daß sterile Kollodiumsäckchen mit Nährlösungen ohne Gefahr für das Versuchstier in dessen Leibeshöhlen einwachsen können, worauf durch die Haut des Kollodiumsäckchens auf osmotischem Wege ein derartiger Austausch zwischen der Leibes- und der Kapselflüssigkeit stattfindet, daß schließlich zwischen beiden kein wesentlicher Unterschied mehr zu bemerken ist. Nocard und Roux vermuteten nun sehr richtig, daß sich durch ein so weitgehendes Entgegenkommen in der Nachahmung der natürlichen Kulturbedingungen der Pneumonieerregers doch würde endlich kultivieren lassen. Es zeigte sich, daß in der Kollodiumsäckchenflüssigkeit ganz winzige Körperchen in Massen auftraten, die so klein waren, daß sie selbst bei den stärksten Vergrößerungen nur geschätzt werden konnten und daß der Kollodiumsäckcheninhalt, gesunden Rindern eingepflegt, in ihnen die typischen Symptome der Lungenseuche hervorzurufen vermochte.

Eine ähnliche geistvolle Bewältigung der Kulturschwierigkeiten zeigt weiter Winogradsky's negative Methode der R. von Nitrifikationsbakterien. Nachdem Winogradsky bereits auf M.S.A. bestimmter Zusammensetzung Nitrifikationsbakterien rein gezogen hatte, führte er auf Grund seiner Erfahrungen über die ungemein schädigende Wirkung der organischen Substanzen auf die genannten Organismen die negative Abimpfungsmethode ein. Er impfte das Rohmaterial auf Gelatine. Gelatine hemmt das Wachstum der Nitrifikationsbakterien, dagegen schießen Schimmelpilze und fremde Bakterien allenthalben in den Schalen auf. In den Lücken zwischen ihren Kolonien mußten also die gehemmten Nitrifikationsbakterien völlig unsichtbar liegen. Winogradsky impfte also von diesen „leeren“ Stellen der Gelatine in anorganische Nährlösungen bestimmter Zusammensetzung. Damit war die R. geglückt.

Eine besondere Besprechung gebührt endlich den Kulturen, die Beijerinck als Doppel-, Mouton als Mischkulturen („Cultures pures mixtes“) bezeichnet hat. Da es nämlich bisher, abgesehen von einem von sehr geringem Erfolge gekrönten Versuche Nadson's, niemals geglückt ist, Amöben oder Myxamöben bakterienfrei zu ziehen, man vielmehr stets gewöhnlich bestimmte, relativ leicht bestimm- und kultivierbare Bakterien in ihrer Gesellschaft findet und

mit ihnen reinzieht, von denen sie sich nhren, mute man sich mit diesen Mischkulturen zunchst zufrieden geben. Da man natrlich auch mit derartigen Kulturen sehr wertvolle histologische und physiologische Resultate erzielen kann, beweisen die Untersuchungen Wasielewski's und Hirschfeld's ber Kulturamben, Pinoy's und Constantineanu's Angaben ber Myxomyzetenr., Potto's und Vuillemin's Mitteilungen ber die Zucht von *Dictyostelium mucoroides* und Vouk's ungemein grndliche Studien ber die Bewegung der Plasmodien. Es gelingt nun unschwer, den Amben und Myxamben auch andere Kost in Form anderer Bakterien als der, mit denen sie gewhnlich vorkommen, zur Verfgung zu stellen, ja bei gewissen Formen ist man sogar imstande, die Bakterien durch bestimmte Hefen zu ersetzen, wie Beijerinck gezeigt hat. Diese Amben- und Myxambenkulturen unterscheiden sich also ganz wesentlich von anderen R., indem sie aus zwei Organismen bestehen, die zueinander gehren, wie Tier und Futter. Ebenso sind die Kulturen Bonnier's von Algen und Pilzen als Flechten typische Doppelkulturen.

Durch Vermischung von Amben — und *Saccharomyces apiculatus* — und Amben- und Essigbakterienr. erzielte endlich Beijerinck seine Amben-Hefen-Bakterien-Tripelkulturen.¹⁾

3. Festlegung bestimmter technischer Ausdrcke.

Schon bei Darstellung der R.verfahren, insbesondere an den Stellen, wo von der Zucht von Algen und Amben bei Gegenwart von Bakterien und von der Einzellkultur die Rede war, drfte dem Leser die Notwendigkeit einer klaren und kurzen Bezeichnungsweise fr die verschiedenen Abstufungen und Sorten der R. besonders klar vor Augen getreten sein. Ich wiederhole daher meine bereits a. a. O. (1911) gegebenen Vorschlge:

- a. R.²⁾ = absolute Reinkultur bezeichne eine Kultur eines Organismus, bei der jeder andere Organismus fehlt.
- E.-R. = „Einzellkultur“, sei die Bezeichnung einer R. (a. R.), die von einer einzigen Zelle ausgeht. Dieser Name hat in der Literatur bereits immer festeren Boden gefat.

¹⁾ Zum Schlusse dieses Kapitels sei noch auf das ausgezeichnete Bchlein von Kster (Anleitung zur Kultur von Mikroorganismen 1907, II. Aufl. 1913, Verl. v. B. G. Teubner) verwiesen, wo man manche wertvolle Details ber die einschlgigen Fragen findet.

²⁾ s. Note 1) p. 315.

- Sp.-R.¹⁾ = Speziesreinkultur sei empfohlen für Zuchten von Algen, Amöben, Myxamöben u. a., wenn die betreffende Kultur lediglich mit unbekannten Bakterien, sonst aber mit keinem Organismus verunreinigt ist.
- D.-R. = Doppel- oder gemischte Reinkultur mögen R. von Flechten und die oben geschilderten Kulturen von Amöben und Myxamöben genannt werden, zu denen man die Futterbakterie oder Futterhefe als dz. zwar nicht zu vermeidende, aber absichtliche, wohl gewählte und genau bekannte Zutat zu den Amöbenzuchten gibt.
- T.-R. = Tripelreinkulturen würden endlich die oben geschilderten Mischkulturen Beijerincks zu nennen sein.

II. Die durch die Reinkultur erzielten Fortschritte vornehmlich auf botanischem Gebiete.

A. In physiologischer Beziehung.

I. Algen und Flagellaten.

1. Grünalgen. Am empfindlichsten macht sich der Mangel der R. bei ernährungsphysiologischen Versuchen mit Algen bemerkbar und die R. wird geradezu zu einer gebieterischen Forderung, wenn es sich um das Verhalten der Algen gegen komplexe organische Verbindungen handelt. Angenommen, es interessiere den Züchter die Frage, ob die von ihm reingezüchtete Grün-, Blau- oder Braunalge Leuzin zu assimilieren vermöge, so wird er eine klare Antwort nur dann bekommen können, wenn die Alge in a. R. vorliegt. Selbst die Sp.-R. nützt in diesem Falle gar nichts. Wären nun aber noch Bakterien als Begleiter der Alge da und er sieht nun beiderlei Organismen in Leuzin ganz gut gedeihen, so weiß er nie, ob die Alge das Leuzin wirklich als solches aufnimmt oder erst ein durch die Bakterientätigkeit erzeugtes Spaltungsprodukt des Stoffes. Ja, auch beim Nichtaufkommen der in Sp.-R. befindlichen Alge nach Einimpfen in einen Leuzinnährboden kann er keine eindeutigen Schlüsse ziehen, denn das kostbare Versuchsobjekt kann ebenso durch das Leuzin, wie durch die Giftstoffe der üppig zur Entwicklung gelangten Bakterien umgekommen sein. Es hat sich nun mit Hilfe der a. R. gezeigt, daß Grünalgen organische Verbindungen zu assi-

¹⁾ Eine analoge Scheidung in culture „pure“ und „persistent“ machten Allen und Nelson (1910, p. 424).

milieren vermögen. Die Organismen also, die normalerweise im Lichte die im Wasser absorbierte Kohlensäure aufzunehmen gewohnt sind, um daraus Stärke zu bilden, verstehen es, sich ihnen gebotene organische Substanzen entweder bloß nebenher oder als Ersatz der normalen Ernährungsquelle nutzbar zu machen.

So hat Beijerinck gezeigt, daß Grünalgen imstande sind, Rohrzucker, Glukose, Maltose, Peptone, Amide, Asparagin und Malzextrakt zu assimilieren, alles Substanzen, die entweder zu den Kohlehydraten oder den N-haltigen organischen Verbindungen gehören. Nach ihrem Bestreben nun, diese oder jene oder beide zu assimilieren, hat Beijerinck die Algen in Pepton- und Peptonkohlenstoffalgen unterschieden. Analoge Erfahrungen machten Krüger mit *Chlorella protothecoides* und *Chlorothecium saccharophilum*, Artari mit *Stichococcus bacillaris*, *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus caudatus* u. a. m., Matruchot und Molliard und Grintzesco mit den gleichen oder anderen Algen und Th. Frank und Jacobsen mit Volvocineen. Treboux konnte mit verdunkelten R. von Grünalgen zeigen, daß sie auch die Fähigkeit besitzen, eine ganze Anzahl und zwar besonders einfach gebaute Säuren, wie die Essigsäure, zu assimilieren.

Das wichtigste Nebenergebnis dieser Studien war nun die Feststellung, daß die reingezüchteten Grünalgen auch im Dunkeln mit grüner Farbe wachsen, wenn ihnen passende organische Verbindungen geboten werden. Wir haben in dieser Beziehung insbesondere Krüger (1894) und Artari (1902) wertvolle Aufschlüsse zu danken, denen es bei Darbietung bestimmter Substanzen auch gelang, bei Grünalgen Verlust des Farbstoffs zu erzielen und sie bei Überimpfung auf andere Substanzen neuerdings zur Farbstoffbildung zu veranlassen.

Dabei erwiesen sich Belichtung und Verdunklung für den Ergrünungsprozeß von größter Bedeutung.

Artari's Stammlösungen waren

I. Traubenzucker	1 Proz.	II. NH_4NO_3	0,5 Proz.
KH_2PO_4	0,3 "	KH_2PO_4	0,2 "
MgSO_4	0,1 "	MgSO_4	0,1 "
CaCl_2	0,1 "	CaCl_2	0,1 "
Fe_2Cl_3	3 "	Fe_2Cl_3	Spur.

Zu I. fügte er 5prom. Pepton, Asparagin, Leuzin, weinsaures Ammonium, Ammoniumsulfat, Ammoniumnitrat und Kalisalpeter.

Zu II. je 10prom. Erythrit, Mannit, Dulzit, Milchzucker, Traubenzucker, Lävulose, Rohrzucker, Maltose und Inulin.

Artari's Hauptversuchsalge, *Stichococcus bacillaris*, wurde im Dunkeln auf den genannten organischen Nährböden mit Leuzin- und Kalisalpeterzusatz kultiviert, blaßgrün bis farblos, ergrünte aber alsbald, wenn sie auf demselben Substrate ins Licht gebracht wurde.

Übertrag Artari die „farblosen Grünalgen“ auf Asparagin-Ammoniumnitratnährböden oder auf Bierwürzelatine und kultivierte im Dunkeln weiter, so wurden die Algen im Dunkeln wieder grün. Ebenso bedingen Erythrit und Dulzit in Dunkelkulturen ein Verblässen der Algen, Mannit mit Ammoniumnitrat macht die Zellen hellgrün, Mannit mit Kalisalpeter endlich blaßgrün bis farblos. Bei allen anderen genannten organischen Zusätzen findet ein Ergrünen der Zellen im Dunkeln statt. Macht man die gleichen Versuche im Lichte, so werden ohne Unterschied alle Kulturen lebhaft- bis tiefdunkelgrün. Auch *Chlorella vulgaris* erschien in Übereinstimmung mit diesen Befunden in Pepton und Asparagin sattgrün, in Kalisalpeter blasser.

Analog verhalten sich auch 2. die Euglenen, die nach Zumstein's (1900) veröffentlichten, von Charlotte Ternetz (1912) bestätigten und wesentlich ergänzten Mitteilungen bei Darbietung organischer Substanz gleichfalls zur Sistierung der Chlorophyllbildung veranlaßt werden können, worauf sie sich als völlig farblose Astasiaform wie Bakterien oder Pilze, also rein saprophytisch ernähren. Beim Übertragen ins Licht ergrünen sie wieder, wobei sie sich, außer von der Kohlensäure, auch noch von den organischen Substanzen weiter ernähren können und sattgrün bis gelblichgrün werden.

In 0,05—0,8proz. Knop's Nährlösung gedeihen sie in grüner Farbe im Lichte weiter und finden mit der Kohlensäure der Luft allein ihr Auslangen.¹⁾

Ähnliche Bedenken wie oben bei Besprechung der Frage, wie weit die R. gediehen sein muß, wenn man bezüglich der Assimilation organischer Substanzen sichergehen will, machen sich geltend, wenn der Züchter mit Sp.-R. die Frage der Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes zu lösen wünscht. Gerade in dieser Frage hat sich ein langer Literaturstreit entwickelt, in dem Stickstoff assimilierende Erdbakterien, die die Kulturen verunreinigten, eine große Rolle gespielt haben. Es ist eben auch in diesem Falle eine völlig befriedigende Antwort nur möglich, wenn man a. R. der Algen hat. Die Antwort auf obige Frage lautet heute eindeutig, daß es bisher noch niemandem geglückt ist, eine Alge zu ziehen, der die Fähigkeit zukäme, den elementaren Stickstoff zu assimilieren. Für Grünalgen ist dies von Kossowitsch (1894) für *Cystococcus*, von Krüger und Schneidewind (1900) und Charpentier (1903) für *Cystococcus humicola*, *Stichococcus*, *Chlorella* und *Chlorothecium* nach-

¹⁾ Mit dieser Zucht chlorophyllfreier Organismen durch Darbietung organischer Substanzen ist nicht zu verwechseln die R. farbloser oder gelb gefärbter Varietäten bei normalen Kulturbedingungen, wie sie Beijerinck (1904) bei der zur Bildung bunter Formen inklinierenden *Chlorella variegata* und 1912 Charlotte Ternetz mit der *Euglena gracilis* Klebs γ *intermedia* gelang.

gewiesen worden. Inwieweit dabei auch mit Sp.-R. eindeutige Resultate erzielt werden können, zeigen Molisch's 1895 publizierte einschlägige Untersuchungen.

3. Diatomeen.¹⁾ Für die Diatomeen *Nitzschia Palea*, *Navicula minuscula* und *Nitzschia putrida* B. ließ sich gleichfalls zeigen (Oswald Richter, 1906/09), daß sie unfähig sind, den elementaren N zu assimilieren. Was nun die Assimilation des organisch gebundenen N anlangt, so vermögen auch braune Diatomeen, wie es oben für die Grünalgen ausgeführt wurde, organische Substanzen, freilich nur im Lichte, zu assimilieren. Inulin, Mannit, Dulzit, Rohr-, Traubenzucker, Glyzerin und Glykogen zeigten eine ausgesprochen fördernde Wirkung. Lävulose und Maltose wirkten ungünstig. Dabei erschien die *Nitzschia Palea* in Inulin und Traubenzucker viel tiefer braun, was auf eine Steigerung der Phäophyllbildung (Molisch) hindeutet. Eine ähnliche Förderung der Phäophyllbildung beobachtete Meinhold auf $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{10}$ promille Palmitin-, Olein- und Stearinsäure. Von großer Bedeutung ist dabei die angewendete Konzentration der Stoffe. Von einer Chromatophorenreduktion ist gar nichts zu bemerken, auch lassen sich die braunen Diatomeen nicht im Dunkeln weiter ziehen, halten aber monatelange Verfinsterung unschwer aus. Von den Stickstoffverbindungen wurden Asparagin, Leuzin, Ammoniumkarbonat, Ammoniumchlorid, Ammoniumsulfat, Ammoniumnitrat, Ammoniumtartrat, Kalisalpeter, Pepton, Albumin und Glutin als Nährstoffe überprüft, von denen sich für die braunen Süßwasserdiatomeen *Nitzschia Palea* und *Navicula minuscula* Asparagin und Leuzin, dann Albumin und Pepton als besonders geeignet erwiesen. Auch da ist wieder die Konzentration von größter Bedeutung. Meinhold (1911) fand auch $\frac{1}{10}$ proz. Äpfelsäure im Verein mit $\frac{1}{2}$ proz. Asparagin als Zusatz zum M.S.A. als sehr geeignet für a. r. gezüchtete braune Süßwasserdiatomeen. [Was die in $\frac{1}{3}$ und $\frac{1}{2}$ proz. Äpfelsäure²⁾ von Meinhold beobachtete Chromatophorenreduktion anlangt, so dürfte sie mit der schon von Miquel (1892) in organischen Säuren und Karbolsäure angegebenen verglichen werden. Nicht eine gute organische Ernährung, sondern gerade N-Mangel ruft nach meinen neuesten Erfahrungen Chromatophorenreduktion bei Diatomeen hervor.] Die a. r. gezüchtete farblose *Nitzschia putrida* erwies sich endlich als typisch saprophytisch, assimiliert direkt Rohrzucker, Traubenzucker, Milchzucker, Glyzerin, Dulzit, Mannit, Inulin, Dextrin, Gelose, Leuzin, Asparagin, Pepton und Albumine und bei passenden Kohlenstoffquellen auch den anorganisch gebundenen Stickstoff der Nitate und Ammoniumverbindungen. Als

¹⁾ Über interessante Ergebnisse der Kultur von Planktondiatomeen vgl. bei Allen und Nelson.

²⁾ Diese höheren Konzentrationen der Säure zeigten nach Meinhold's eigenen Angaben (p. 9) ihre Schädlichkeit durch Wachstumshemmung.

ganz besonders vorteilhaft erwies sich das Leuzin, an zweiter Stelle Pepton. N-freie C-Quellen wurden bei Gegenwart anorganisch und organisch gebundenen N assimiliert. Dabei gibt Inulinnahrung ein Optimum der Entwicklung. Die Fälle von Assimilation organisch gebundenen N, die gewissermaßen ad oculos demonstriert werden können, mögen durch die Figuren 1 und 2 illustriert sein, die gleichzeitig den Beleg für die Ausscheidung eines gelatine-lösenden oder tryptischen Fermentes geben.

Sehr interessant ist auch die nur durch die R.methode möglich gewordene Feststellung der Auflösung des Agars durch die Diatomeen, die sich am besten in Plattenkulturen anschaulich machen läßt, wobei man jede Kolonie nach einigen Wochen tief ins Agar eingesunken sieht (Oswald Richter 1903, 06, 09). Meinhold sah sogar einzelne Pinnularien, die er auf 2proz. Agar ausgesät hatte, bis auf den Boden der Kulturschale sinken. Diese Befunde über Agarlösung durch Diatomeen sind deshalb von besonderem Interesse, da bisher bloß ein Organismus mit gleicher Fähigkeit, eine Bakterie, der von Gran beschriebene *Bacillus gelaticus*, bekannt geworden ist.

4. Blaualgen. Was die Blaualgen anlangt, so sollen auch sie nach Bouilhac, Etard, Matruchot und Molliard, Chodat und Brunnthaler die Fähigkeit besitzen, organische Verbindungen der Kohlehydratgruppe zu assimilieren.¹⁾

5. Peridineen. Von Peridineen ist bisher, wie erwähnt (p. 307) eine einzige, und zwar eine farblose, das *Gymnodinium fucorum*, von Küster mittels eines Fucosextraktes isoliert worden, dem 10 Proz. Gelatine zugesetzt worden waren. Sie gedieh bei Abwesenheit aller Fremdkörperchen, die etwa als Nahrung hätten dienen können, und ernährt sich höchstwahrscheinlich ausschließlich durch osmotische Stoffaufnahme aus der umgebenden Nährlösung. In 1 proz. ClNa-Lösungen kommen abnorme Veränderungen vor, da die Teilungen nicht zu Ende geführt werden, in hypotonischen Nährlösungen (bis 2 Proz. ClNa) und in solchen, die neben geringen ClNa-Mengen bis 25 Proz. Rohrzucker enthalten, kommt es zu einem der Hefesprossung vergleichbaren Teilungsmodus der Zysten und auf festweichem Substrate zur deutlichen Abkürzung der Schwärmerphase und zu auffallenden Gestaltsveränderungen der Tochterindividuen der Zysten. Ausgeschlüpft, kriechen sie nämlich auf dem festweichen Substrate „unter bescheidenen amöboiden Formveränderungen eine ganz kurze Strecke weit“, um sich neuerlich zur Enzystierung anzuschicken. Dabei entstehen wurstförmige, keilförmig zugespitzte, stumpf- oder rechtwinklig gebogene Zellen, die in

¹⁾ Nach Pringsheim (1913) verwerten *Oscillaria tenuis*, *O. brevis* (2) und *Nostoc* (3) in a. R. Pepton und Asparagin sehr gut, (2) noch Glykokoll und (3) Azetamid.



Fig. 1. Darstellung des Verlaufes der durch die Tätigkeit von Diatomeen hervorgerufenen Gelatineverflüssigung (Original).

a) und b) StICKKulturen von *Navicula minuscula* Grun (Na) und *Nitzschia Palea* Kütz. (Ni) in Gelatine a) nach 10, b) nach 30 Tagen aufgenommen. Man sieht das allmähliche Vorschreiten der Verflüssigung und das Zusammensintern der Diatomeen. Überdies beachte man den wesentlichen Unterschied in der StICKform bei *Nav.* und *Nitzsch.* c) Etwa 1 Monat alte GelatinestICKkultur der *Nitzschia putrida* Benecke. Die farblosen Diatomeen sind trichterförmig zusammengesintert.



Fig. 2. Nachweis eines tryptischen Fermentes bei der *N. putrida* B. durch Auflösung des Milchkaseins im Hastings'schen Milchagar. (Original).

Die dunklen Zonen sind die durch die Auflösung des Kaseins durchsichtig gewordenen Partien der Milchagarplatte, die hellen Linien darin sind die Striche der farblosen Diatomee. Der hellere Grund zeigt die noch unaufgelösten Milchkaseinmassen im Agar. Das Bild ist vor schwarzem Hintergrund aufgenommen.

eben diesen Formen bei der Zystenbildung verharren und entsprechend ihrer unregelmäßigen Gestalt bei neuerlicher Teilung ungleich geformte und ungleich große Tochterindividuen zu liefern vermögen.

II. Bakterien.

Wenn man wissen will, welche Ergebnisse die R. der Bakterien zum Wohle und zum Segen der Menschheit gezeitigt hat, dann schlage man z. B. die Geschichte der Pestepidemien im Mittelalter oder Berichte über das Wüten dieser Geißel der Menschheit in dem hygienisch noch so tiefstehenden China oder die Choleraberichte vor 1881, dem Jahre, in dem R. Koch der Menschheit sein Isolierungsverfahren bescherte und die heutigen Gesetzesvorschriften über Seuchenschutz, Quarantäne, die Berichte über Seuchenbekämpfung der Neuzeit nach und man wird sich bewußt werden, was die R. gerade der Bakterien für die Menschheit bedeutet. Eine ganze Wissenschaft, die Bakteriologie, fußt auf der R.methode, die Hygiene wenigstens zum großen Teil auf den von der Bakteriologie gelieferten Kenntnissen — am anschaulichsten tritt dies bei der Wasser- und Luftanalyse hervor — und da die Medizin im allgemeinen mit ihrem Bestreben, Infektionen von außen peinlichst zu vermeiden, mit ihren verhütenden, prophylaktischen, Methoden, der sterilen Wundbehandlung usf. schließlich und endlich doch nur Erfahrungen der bakteriologischen Technik sich in geeigneter Art zunutze macht, ist das ganze moderne Heilverfahren ohne die R. nicht zu denken. Daß das, was ich eben von der Heilung des Menschen sagte, mutatis mutandis auch für die Tierpflege gilt, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden (vgl. Benecke, Flügge, F. Hueppe, W. Kolle und Wassermann, Lehmann und Neumann, Smith u. a.).

Ähnlich wie für die Medizin fängt die Bakterienr. an, auch für die Technik immer mehr an Bedeutung zu gewinnen. So wurde durch Friebes zum ersten Male die a. R. angeblich mit sehr gutem Erfolge zur Besorgung der Rotte angewendet. Ebenso will Störmer durch Zusatz von *Plectridium pectinovorum* bei gleichzeitiger Zugabe von Kalk und Soda sehr günstige Resultate bei der Rotte erzielt haben. Freilich erklärt Steglich, daß beim Fehlen von Kalk und Soda bei Anwendung von R. die Rotte wohl wesentlich abgekürzt wird, die Qualität der freigemachten Faser aber erheblich leide. Es ist wohl zu erwarten, daß ein eingehendes Studium der Bedingungen über die Erhaltung der Gespinnstfaser den Wert der R. auch für diese technische Frage dartun wird. (Näheres bei J. Behrens.)

Bedeutungsvoll sind für die Erhaltung der Gespinnstfaser jedenfalls schon jene Studien, die uns mit der Zerstörung der Zellulose durch Bakterien bekannt gemacht haben. Ich habe da in

erster Linie Omelianski zu nennen, der auf schwedischem Filtrierpapier bis zu einem hohen Grade von Reinheit zwei zellulosezerstörende, sauerstoffabholde (anaeröbe) Bakterien zu ziehen vermochte, von denen die eine Methan-, die andere Wasserstoffgärung veranlaßt. Nach Omelianski hat van Iterson nachgewiesen, daß noch eine braune Pigmentbakterie, der *Bacillus ferrugineus*, und die denitrifizierenden Bakterien gleichfalls als Zellulosevergärer wirken können. Daß solche Bakterien auch auf lebenden Pflanzen parasitisch vorkommen, hat Molisch zum ersten Male gezeigt. E. Merker, der sie auf dessen Anregung hin kultivierte, fand, daß sie sich auf schwedischem Papiere gleichfalls, dagegen nicht auf Agar-Agar und Gelatine ziehen ließen. Der eine wurde in a. R., der andere bis zu einem hohen Grade von Reinheit kultiviert. Es handelte sich um neue Arten, von denen die eine wegen ihres kreisförmigen Wuchses als *Micrococcus melanocyclus* nov. spec., die andere als *Micrococcus cytophagus* nov. spec. bezeichnet wurde.

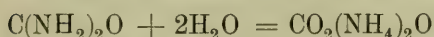
Auch für die Landwirtschaft hat die durch die R. möglich gewordene Bodenbakterienkunde ungemein wichtige Ergebnisse gezeigt. So ist die ganze Frage des Stickstoffkreislaufes mit ihren Konsequenzen, deren Bearbeitung wir vornehmlich Miquel und Winogradsky verdanken, nur durch die R. möglich geworden.

Es hat sich gezeigt, daß es eigene Bakterien gibt, die die Fähigkeit besitzen, den Harnstoff zu kohlensaurem Ammonium zu verarbeiten — die sog. Harnstoffvergärer. Miquel hat bei nicht weniger als 60 verschiedenen aus Luft, Erde, Jauche, Straßenkot usf. reingezuchteten Bakterienarten die Fähigkeit der Harnstoffvergärung nachgewiesen und von ihnen nicht weniger als 17 Arten genau studiert. Was diese Bakterien im Haushalte der Natur bedeuten, kann man insbesondere daraus ermessen, daß vom gesamten Menschengeschlechte allein¹⁾, dieses mit 1500 Millionen Menschen geschätzt, (bei einer Harnstoffmenge pro Person und Tag = 25 g) in Harnstoff täglich 17 Millionen kg gebundener Stickstoff ausgeschieden wird, mit dem die höhere Pflanze nicht nur nichts anzufangen weiß, der ihr vielmehr geradezu gefährlich wird. Die R. hat uns dann weiter gelehrt, daß die sog. Nitrifikationsorganismen das kohlensaure Ammonium weiter verarbeiten bis zur Bildung von Nitraten. Es war gerade nicht leicht, diese Bakterien in a. R. zu erhalten, da sie aller bisherigen Erfahrungen über Bakterienkultur spotteten.

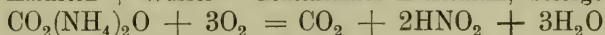
Gelatinöse Kieselgallerte, die mit der mit den Bakterien geimpften Lösung von Kalium-, Magnesium-, Ammoniumsulfat und Natriumkarbonat begossen wurde, versetzte Winogradsky endlich in die Lage, diese seltsamen Bakterien wirklich a. r. zu züchten. Als

¹⁾ Die Ausscheidungen der Tiere sind natürlich noch viel größer.

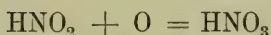
Kulturmedien eignen sich, wie weitere Versuche gezeigt haben, am besten: das gewässerte Agar Beijerinck's, das Nitrataragar Winogradsky's und die Magnesiagipsplatten und Papierscheiben Omelianski's. Die nitrifizierenden Bakterien lassen sich nun, wie die fortgesetzten Reinzüchtungsversuche lehrten, in zwei große Gruppen scheiden: die Nitro- und Nitrosobakterien, von denen jene die Fähigkeit besitzen, Ammoniak zu salpetriger Säure zu oxydieren und nicht weiter, diese die salpetrige Säure weiter oxydieren bis zur Salpetersäure. Zur kurzen Darstellung dieser für die Landwirtschaft so wichtigen Erfahrungen mögen noch die folgenden Formeln dienen.



Harnstoff + Wasser = kohlen-saures Ammonium, besorgt durch die Harnstoffbakt.



kohlens. Amm. + Sauerstoff = Kohlensäure + salpetrige Säure + Wasser, besorgt durch die Nitrosobakt.



salpetrige S. + Sauerstoff = Salpeters., besorgt durch die Nitrobakt.

Die Salze der Salpetersäure assimiliert die grüne Pflanze, die daraus den N für ihr Pflanzeneiweiß nimmt, das vom Tier bzw. Menschen direkt oder über das Tier aufgenommen wird, um bei der Verdauung als Abfallsprodukt wieder Harnstoff zu liefern.

Eine andere für die Landwirtschaft höchst bedeutungsvolle Erfahrung ist der Nachweis von Bakterien, die den elementaren Stickstoff zu assimilieren vermögen, nämlich das von Winogradsky isolierte *Clostridium Pastorianum* und der von Beijerinck und Alfr. Koch studierte *Azotobacter chroococcum*, endlich höchstwahrscheinlich der landwirtschaftlich besonders wichtige *Bacillus radicicola* Beijerinck. Dieser Bacillus ist auch biologisch von großem Interesse, da er die Ursache der sog. Leguminosenknöllchen darstellt und in der Vergesellschaftung mit diesen wichtigen Futterkräutern und Nährpflanzen zur wenigstens teilweisen Ausbeutung des die Pflanzenwelt umgebenden ungeheuren N-Ozeans führt. Seitdem im Jahre 1886 Hellriegel und Wilfarth den Nachweis erbracht hatten, daß die Leguminosen die Fähigkeit besitzen, den atmosphärischen N zu assimilieren, haben diese Pflanzen und ihre Knöllchen die Forscher interessiert und eine ungemein umfangreiche Literatur gezeitigt, aus der ich die markantesten Namen hervorhebe, wie Prażmovski, Beijerinck, Alfr. Koch, Nobbe, Hiltner, Störmer und Stutzer. Man hat heute aus den Knöllchen der verschiedensten Hülsenfrüchtler die Bakterien reingezogen, ihre Verwandtschaftsverhältnisse studiert, Versuche darüber gemacht, ob die von einer Leguminose gezüchteten Bakterien auf einer anderen Knöllchen hervorbringen können usf. Für die Landwirtschaft ist jedenfalls der Umstand von größter Bedeutung, daß man nach Quellen-

lassen von Hülsenfrüchtlern in einer Aufschwemmung von Knöllchenbakterien aus a. R. in Milch die Knöllchenbildung befördern und dadurch nach Hiltner bedeutende Mehrerträge erzielen kann. Man hat diesen praktisch verwerteten Bakterienr. den Namen Nitragin gegeben. Über die Geschichte des Nitragins sowie über alle hier erwähnten technisch und landwirtschaftlich wichtigen Bakterien und anderen, wie die der Denitrifikation, die des Haustiermistes usw. lese man in Lafar's Handbuch der technischen Mykologie, II. Aufl., 3. Bd. nach, über Bedenken gegen das Nitragin vgl. dagegen Kossowicz.

Von physiologisch interessanten Bakterien erwähne ich endlich noch die Purpurbakterien, deren eigentümliche Farbstoffverhältnisse von Molisch völlig klargelegt wurden, der, da ihm auch a. R. zur Verfügung standen, den Nachweis erbrachte, daß sie zu ihrer Ernährung organische Substanzen benötigen, weiter die Eisenbakterien, für die Molisch entgegen Winogradsky gleichfalls die Notwendigkeit der Darbietung organischer Substanzen¹⁾ erwies und die gleichfalls von Molisch reingezüchteten Leuchtbakterien, die sich als typisch halophil erwiesen haben und denen durch die Fähigkeit, Licht selbst zu entsenden, ohnehin ein allgemeines Interesse sicher ist. Näheres bei Molisch, Kürsteiner und Mangold. Auch scheint mir die schon p. 319 hervorgehobene Entdeckung Gran's von agarlösenden Bakterien und Benecke's Auffindung eines chitinverzehrenden Bazillus, *Bacillus chitinovorius*, erwähnenswert. Endlich sei der von Müller-Thurgau beschriebenen sonderbaren Bakterienblasen, die als von Bakterienausscheidungen gebildete semipermeable Membranen aufzufassen sind, Shibata's Untersuchungen über lockere Bindung von Sauerstoff in gewissen farbstoffbildenden Bakterien und Pilzen und Wolf's experimentell ausgelöster Mutationen bei *Bacillus prodigiosus* gedacht, die eine schöne Parallele zu Beijerinck's Versuchen mit der Alge *Chlorella variegata* bilden.

III. Eumyzeten.

1. Die Hefe. Da wir früher besonders die für Medizin, Technik und Landwirtschaft wichtigen Bakterien anführten, mag auch bei der Auswahl der zur Besprechung bestimmten Eumyzeten in erster Linie deren praktische Bedeutung maßgebend sein. Da wäre denn gleich die Hefe zu nennen, bei der die R. in gleicher Weise zur Klärung der Systematik dieses Pilzes wie seiner Physiologie beigetragen hat. Die Hefe assimiliert, wie Molisch schon 1892 gezeigt hat, den anorganisch gebundenen Stickstoff der Ammoniumverbindungen, dagegen

¹⁾ Das von Lieske (1911) in rein anorganischen Lösungen „gezüchtete *Spirophyllum ferrugineum*“ ist nach Zikes' noch nicht publizierten Untersuchungen überhaupt keine Bakterie, sondern ein mineralischer Niederschlag.

assimiliert sie nach bekannten Angaben nicht den der Nitrates, wächst dagegen üppig in Lösungen mit organisch gebundenem Stickstoff wie Asparagin, Proteinen, insbesondere Diastase. Doch scheint mir bezüglich des Ergebnisses von der Unbrauchbarkeit der Nitrates eine gewisse Vorsicht ratsam, da in Anbetracht der Tatsache, daß Ad. Mayer und Laurent für die Schädlichkeit der Nitrates eintreten, Dubrunfaut und Efferont dagegen die Verwendbarkeit der Nitrates behaupten, erst noch eine eingehende Nachuntersuchung am Platze ist.

Wie weit die auf der R. basierenden Kenntnisse der Physiologie der Hefe gediehen sein müssen, beweist am besten der vom systematischen Standpunkte gewiß abzulehnende Vorschlag Beijerinck's, das Genus von *Saccharomyces* nach seinen physiologischen Leistungen in die Untergattungen *Glucomyces*, *Maltomyces*, *Lactomyces*, *Raffinomyces*, *Polysaccharomyces* und *Dextrinomyces* zu zerschlagen.

Laurent stellte auf Grund von ausgedehnten Versuchen mit a. R. von Hefen jene N-freien C-Quellen zusammen, die von Hefen „regelmäßig“ assimiliert und solche, die von ihnen „regelmäßig“ nicht assimiliert werden. Die Hefen „halten sich“, sagt man, „an die Laurent'sche Regel“. Doch haben Beijerinck und Artari bereits Hefen gefunden, die von dieser Regel abweichen. Auch das Mineralstoffbedürfnis der Hefe ist genau studiert worden.

Es verdient nun hervorgehoben zu werden, daß Hansen, dem wir den Schlüssel zur Systematik der Hefen verdanken, der den Kreislauf der Hefen erkannte, der als deren Hauptbrutstätte die süßen, saftigen Früchte, als sekundäre die Flüssigkeiten des Bodens mit den in ihnen gelösten organischen Stoffen, weiter Pflanzenteile und Mist usw., als deren Winteraufenthaltort die Erde, als deren Transportmittel Wind, Regen, Insekten und andere Tiere beschrieb, uns auf dem Gebiete der Hefezüchtung immer wieder mit der Forderung der R. entgegentritt und sich im Sinne R. Koch's auch bei seinen Hefereinzüchten zur weitgehenden Anwendung der von Vittadini, E. Klebs und Brefeld bereits empfohlenen Gelatine veranlaßt sah. So verwendete E. Chr. Hansen, nachdem er 1879 seine „Hefenflecke“ beschrieben hatte (s. p. 312), schon 1883 Gelatine und empfahl die auf festweichem Substrate entstehende Kolonieform als Erkennungsmerkmal der reingezüchteten Hefen. In exquisiter Form wurden diese Beobachtungen von P. Lindner bei der Herstellung seiner Riesenkolonien von Hefe ausgewertet.

Auch die an der Hefe gemachten Erfahrungen über Ober-, Unter- und Satzhefe, über Askus- und Askosporenbildung¹⁾, über Akklimatisation, Vererbungslehre, Mutationstheorie usw., die wir auch Ex-

¹⁾ Zur Systematik der Hefen vgl. P. Lindner's umfangreichen Atlas.

perimenten von Hansen verdanken, weiter über die Steigerung der Gärkraft durch Flußsäure nach Efferont u. a. m., sind schlechterdings ohne die a. R. nicht zu denken.

Ebenso fußt das ganze moderne Brauwesen mit seiner Reinhefe und seinen R.systemen, den Brennereimaischen und deren Flora und allen sich daraus ergebenden Anwendungen bezüglich des Schutzes vor Fremdkleimen auf der R.methode. Ich verweise diesbezüglich auf Klöcker's, Hašek's, Lindner's, Kues' und Kruis' Referat in Lafar's H. d. t. M. und W. Kruse 1896.

Es sei nun nur noch kurz auf einige Erfahrungen von Müller-Thurgau mit Weinhefen verwiesen, die die Bedeutung der R. auch für die Weingewinnung dartun sollen. Bekanntlich darf man wegen der Gefahr der Verflüchtigung für den Geschmack des Weines wichtiger Substanzen den Most nicht sterilisieren, man muß daher trachten, noch bevor die im Most enthaltenen Pilzsporen und Hefezellen austreiben, die a. r.gezogene gewünschte Hefe nach Eintragen in den Most zur üppigsten Entwicklung zu bringen. Die Versuchstation in Wädensweil gibt zu diesem Zwecke die in den Rapparaten abgesetzte Hefe in Breiform ab und zwar in Fläschchen zu 50 cm³ für je 5 hl. „Da darin nach vorgenommenen Bestimmungen mindestens 50 000 Millionen vermehrungsfähige Hefezellen vorhanden sind, so bedeutet dieser Zusatz eine Aussaat von 100 Millionen Zellen pro Liter Traubenmost. Es muß sich also jede Zelle nur um das 25fache vermehren, bis der Wein im Stadium des „Federweißen“ ist, was bei günstiger Temperatur in 1—2 Tagen möglich wird. Ein so rascher Eintritt der Gärung ist aber gewiß geeignet, die Schimmelpilze schon am Keimen zu verhindern und eine ganze Reihe anderer nachteiliger Organismen frühzeitig zu unterdrücken.“

In dieser Richtung ist auch der Haupteinfluß der Reinhefe auf das Weinbukett zu suchen, indem sie die Entwicklung von Pilzen unterdrückt, die ungünstig auf das Bukett einwirken. Es steht aber auch unzweifelhaft fest, daß mit Reinhefe gegorene Weine an Geschmacksreinheit die gewöhnlichen Weine übertreffen und daß die Hefegeruchsstoffe besonders bei Jungweinen das Bukett, das ein Produkt des Weines ist, wesentlich beeinflussen. Wenn man bedenkt, welches Interesse gerade der Weinproduzent an diesen Eigentümlichkeiten der Weine hat, kann man die Bedeutung der R. auch für diese Seite der Praxis bewerten. Was heute die in unserer glücklicherweise immer mehr sich nach der Richtung des Antialkoholismus entwickelnden Zeit auf dem Prinzip der R. basierende Pasteurisierung von Fruchtsäften, der Milch usw. zum Wohle besonders der heranwachsenden Menschheit leistet, braucht wohl kaum eigens geschildert zu werden (vgl. Müller-Thurgau, Lafar, H. d. t. M.).

Mit zwei interessanten Hefen machte uns auch Zikes bekannt, einer, die den elementaren N assimiliert und einer, die eine ganz aparte Kapsel besitzt. Näheres bei Zikes (1909/11).

2. Andere Pilze. Das große Verdienst, auf dem Gebiete der Mykologie die Forderung der R. aufgestellt zu haben, gebührt, wie noch in der Folge ausgeführt werden soll, de Bary, der selbst die Zugehörigkeit des *Aspergillus* zu den Askomyzeten erkannt und eine Fülle anderer Pilze von der Spore bis zur Spore gezogen hat. In seinem Sinne arbeitete Brefeld weiter, der die Askusfruchtkörper von *Penicillium*¹⁾ erzielte, die Beziehungen von *Mucor* und seinen Parasiten *Chaetocladium Jonesii* und *Piptocephalis Freseniana* klarlegte, *Coprinus stercorarius* und *lagopus*, *Typhula variabilis* reinzog und zur Fruchtkörperbildung brachte. Auch seine Beobachtungen an *Peziza Sclerotiorum* und *tuberosa* sind sprechende Belege für die Erfolge der R. Bei *Agaricus melleus* Vahl, dem Hallimasch, erzielte er die Rhizomorphabildung. Molisch, der den Hallimasch anlässlich seiner Leuchtstudien zog, brachte später diesen Pilz zur Hutbildung. Damit ist wieder einer unserer genießbaren und wohlschmeckenden Hutzpilze im Laboratorium zur Fruktifikation gebracht worden, wie dies bereits Duggar mit dem Champignon, den Morcheln, dem *Agaricus fabaceus* und *villaticus*, der *Calvatia craniiformis* und dem *Pleurotus ostreatus* glückte. Daß die R. des Champignons bereits praktische Bedeutung gewonnen hat, geht aus Duggar's Werke zweifellos hervor. Die Trüffel hat Boulanger zur Myzelbildung gebracht. Wie sehr sich übrigens gerade auf diesem Gebiete Wissenschaft und Praxis in die Hände arbeiten, beweist das wertvolle Referat Tubeuf's über holzerstörende Pilze in Lafar, H. d. t. M.

Eine physiologisch sehr interessante Erscheinung ist das Leuchten gewisser Hyphomyzeten, von denen, abgesehen von dem oben genannten *Agaricus melleus* Molisch noch das sog. Myzelium X in a. R. gezogen hat. Dagegen konnte er auf Grund von a. R. zeigen, daß die bisher in der Literatur als leuchtend angeführten Pilze: *Xylaria Hypoxylon* Pers., *Xylaria Cookei*, *Trametes pini* Fr., *Polyporus sulfureus* und *Collybia cirrhata* Pers. aus der Liste der Leuchtpilze zu streichen sind.

Von größter physiologischer Bedeutung wurde die a. R. für das Studium der Mucorineen, indem es Blakeslee gelang, die schon durch die Kopulation festgestellten zwei Geschlechter getrennt voneinander zu ziehen und durch Impfung beider auf dasselbe Substrat in dem gleichen Kulturgefäß willkürlich zur Kopulation zu

¹⁾ Die Ringbildung dieses Pilzes fand jüngst durch Munk (1912) eine eingehende Behandlung, nachdem Olga Knischewsky (1908) u. a. den Wechsel von Licht und Dunkel als Ursache dieser Erscheinung wahrscheinlich gemacht hatten.

bringen. Entsprechend der Impfungsweise erhält man dann beim Gegeneinanderwachsen und Aufeinandertreffen der verschiedenen geschlechtigen Hyphen ganz charakteristische an Kurvenformen erinnernde Zygosporenlinien. Dieses Gegeneinanderwachsen des $+$ - und $-$ -Mucor, wie Blakeslee sie nennt, bewirkt nach seinen Untersuchungen ein Duftstoff, der von beiden ausgeschieden wird. Denn impft man auf sterilisierte Brotwürfel und befestigt sie mit Säckchen in einer Glasschale so, daß die Hyphen aus dem Säckchen in die Luft wachsen müssen, so streben sie über die trennende Luftschicht einander zu, vereinigen sich und bilden bald eine Wand von Zygosporen. Bei dem weiteren Suchen nach der Verbreitung der Diözie bei Mucorineen entdeckte Blakeslee auch einhäusige Pilze dieser Gruppe. Er wählte die beiden Ausdrücke: homöothallisch = monözisch und heterothallisch = diözisch. Bastardierungsversuche, die er unternahm, zeigten, daß es bei Individuen verschiedener Art zur vollkommenen Vorbereitung des Geschlechtsaktes, zum Gegeneinanderwachsen, Aneinanderlegen, zum Anschwellen der Hyphen, ja sogar bis zur Stachelbildung auf der Hyphenwand, nie jedoch zum Übertritte des Plasmas aus einer Hyphe des einen Mucors in eine des anderen kam. Solche Pseudozygosporen erscheinen auf der Schale als weiße Striche und geben ein vorzügliches Mittel dafür ab, des neu eingefangenen Mucors Natur als positiv oder negativ zu erkennen. Ein konsequentes Abimpfen einer Art bei Verhinderung jedweder Kopulation führt, wie Blakeslee gleichfalls zeigte, schließlich zu einer auffallenden Degeneration der schwächeren Mucorform. Hagem, der eine ganze Anzahl Mucorineen aus den Bodenarten Norwegens isolierte und auf ihr Verhalten zu verschiedenen N-freien und N-haltigen organischen Verbindungen studierte, hat alle von Blakeslee beobachteten Erscheinungen auch bei den norwegischen Mucorineen wiedergefunden.

Ich möchte dann noch aus der Fülle der Arbeiten Claussen's entwicklungsgeschichtliche Studien über Ascomyzeten, Wehmer's Monographie des *Aspergillus*, die interessanten Studien Laurent's, die technisch wichtigen Publikationen Saito's über „chinesische Hefe“ und die Zubereitung des Batatenbranntweins, Lieske's Untersuchungen über die Physiologie eisenspeichernder Hyphomyzeten und zwei auch für die Medizin wichtige Arbeiten hervorheben, Miehe's Buch über die Selbsterhitzung des Heus, in dem er eine ganze Anzahl thermophiler Pilze schildert, von denen auch einige pathogener Natur sind, und Hiekel's Arbeit über den Soorpilz, in der gezeigt wird, daß die Soorhyphen stets einer bestimmten Sauerstoffspannung (Optimum) zuwachsen. Besonders interessant ist dabei jene Soorvarietät, die Hiekel den Konidiensoor nennt und deren Hyphenbildung derart vom Sauerstoff beeinflusst wird, daß

ein Längsschnitt durch den Agarstich mit den Konidienbildungen auf dem Nagel und den Hyphen in den tieferen Schichten unschwer zu einer O-Wachstumskurve führt, wenn man die Spitzen der Hyphen verbindet, die bis zu einer bestimmten Tiefe an Länge zu-, in der Folge proportional zur Entfernung von der Oberfläche an Länge abnehmen.

Was endlich die ernährungsphysiologischen Arbeiten anlangt, die a. R. von Pilzen zur Voraussetzung haben, so ist zwar seit Molisch's einschlägiger Arbeit noch sehr viel über die Ernährung niederer Pilze gearbeitet worden, exakte Versuche über die Ernährung höherer liegen aber bisher meines Wissens noch nicht vor.

IV. Die R. als Mittel zur Überprüfung der Verhältnisse der Symbiose.

1. Flechten. Seitdem Schwendener 1860 die Flechten als Doppelwesen erkannt, Stahl 1877/78 die Flechten *Endocarpon pusillum*, *Thelidium minutulum*, *Polyblastia regulosa* und *Dermatocarpon Schaereri* in Sp.-R. aus Alge und Pilz synthetisch erzogen und de Bary (1879) ihre Symbiose besprochen hat, hat das Interesse für diese Organismen nicht nachgelassen, und es war nur zu natürlich, daß man nach ihrem Triumphzuge auf anderen Gebieten die R. auch zur Überprüfung der gegenseitigen Abhängigkeit von Alge und Pilz in der Flechte zu verwenden trachtete. Der erste, der einschlägige Versuche machte, war Bonnier (1888/9).¹⁾ Nach Beijerinck erwiesen sich die mit Gelatine isolierten Physciagonidien als typische Peptonalgen (s. p. 316). Das deutete also auf eine sehr weitgehende gegenseitige Unterstützung von Alge und Pilz, indem die Alge nicht nur Wasser und Nährsalze, sondern auch Pepton von ihrem farblosen Wirte erhielt, während ihm dafür der durch die CO₂-Assimilation erzeugte Zucker von der Alge zur Verfügung gestellt wurde. Eine weitere Stütze gewann diese Auffassung noch durch Artari, der auf Grund seiner Züchtungsversuche von Algengonidien und den zugehörigen freilebenden Algen zur Ansicht kam, daß die Gonidien überhaupt nicht mehr mit mineralischer Ernährung auskommen, sondern ganz an organische Fütterung angepaßt sind, während die freilebenden zum mindesten die anorganische Ernährung bevorzugen. Das führte ihn zur Annahme, die freilebenden und die mit dem Pilze vergesellschafteten Algen seien ernährungsphysiologische Rassen derselben Form. Nun hat aber Treboux (1912) gegen Artari's Befunde einen ungemein schwerwiegenden Einwand gemacht, nämlich den,

¹⁾ A. Möller, der noch vor Bonnier an die Lösung des Flechtenproblems mit a. R. herantrat, kultivierte (1887) bloß die in Flechten vorkommenden Askomyzeten.

daß es sich bei Artari's Versuchen gar nicht um zwei Rassen von *Cystococcus humicola* gehandelt habe. „Die Resultate Artari's“, behauptet Treboux geradezu, „erklären sich dadurch, daß er mit zwei nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch verschiedenen Algen, mit zwei verschiedenen Arten gearbeitet hat.“ Treboux faßt daher die Vergesellschaftung von Alge und Pilz wie Warming und die neueren Systematiker (s. Fritsch), die betonen, daß der Pilz allein in der Flechte seinen Entwicklungszyklus absolvieren könne, die Alge aber nicht, als Parasitismus (Helotismus) auf. Es wird neue Arbeiten notwendig machen, um diesen Vorwurf Treboux' gegen Artari's Untersuchungen zu überprüfen. Daß sich gerade in jüngster Zeit auch Vertreter der Ansicht von einem „physiologischen Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten“ finden, die aus diesen Beobachtungen auf einen „Stoffaustausch, also wirkliche physiologische Symbiose“, „mit Sicherheit“ schließen zu müssen glauben (Tobler 1909/11), beweist jedenfalls, wie unsicher gerade in dieser Beziehung vorläufig unsere Kenntnisse sind.

Tobler versuchte in dem Auftreten der Parietinreaktion ein Kennzeichen für die gegenseitige Beeinflussung von Alge und Pilz zu finden, da diese bei Vereinigungen von Pilz und Alge schon auf einer Stufe geringerer morphologischer Ausbildung eintritt, somit ein Stoffwechselprodukt gebildet werden kann, das dem Pilz allein selbst bei weitergegangener Entwicklung nicht zukommt. Auch konnte er es recht wahrscheinlich machen, daß die Gonidien imstande sind, die von Pilzen gelieferte Oxalsäure zu assimilieren. Die neuen Arbeiten auf diesem Gebiete werden vor allem auf die Flechtensynthese aus in a. R. vorhandenen Pilzen und Gonidien ihr Augenmerk zu richten haben, wie dies schon von Bonnier mit gutem Erfolge durchgeführt wurde.

Ebenso sind 2. auch bei allen anderen Symbiosen von Algen, wie sie bei Moosen, dem Wasserfarne *Azolla*, den Cycadeenknöllchen und in *Gunnera* von Reinke, Janczewski und Strasburger anatomisch beschrieben wurden, erst a. R. herzustellen, um die Frage der Bedeutung der Algen und der höheren Pflanze für die Symbiose völlig aufzuklären.

3. Was die Symbiosen höherer Pflanzen mit Pilzen oder Bakterien anlangt, so hat, abgesehen von den Knöllchenbakterien der Leguminosen, die letzte Zeit auch für mehrere dieser Symbiosen eine weitgehende Aufklärung gebracht. So haben Noël Bernard's und Burgeff's umfassende Untersuchungen unzweifelhaft gezeigt, daß die Orchideensamen ohne den zugehörigen Pilz nicht auszukeimen vermögen, daß also das Zusammenleben in vielen Fällen so innig ist, daß der eine ohne den zweiten Symbionten nicht gedeihen kann. Die Pilze der verschiedensten Orchideen konnten auf

Agar mit organischen Zusätzen in a. R. gezogen und auf die physiologischen Bedingungen ihres Gedeihens überprüft und so gezeigt werden, daß offenbar, abgesehen von dem Aufenthaltsorte, der Pilz von der höheren Pflanze auch lösliche Verbindungen der Kohlehydratgruppe zur Verfügung erhält und so in den Pilzwirtzellen zur üppigsten Entwicklung gelangt, während er in den Verdauungszellen wenigstens partienweise um seines Eiweißes willen von der höheren Pflanze verzehrt wird.¹⁾

Ein zweiter Fall sind die an *Alnus* und *Myrica* häufig beobachteten Knöllchen, die Peklo 1909/10 in gründlicher Weise studierte. Es gelang ihm nämlich, die freien N assimilierenden Endophyten, typische Aktinomyzeten, aus den Geweben der Wirtspflanzen zu isolieren, wozu sich Malz- resp. Bierwürze, die mit einer größeren Menge Kaliumkarbonat und Dikaliumphosphat versetzt war, besonders eignet. Es gelang ihm, in den a. R. außerhalb der Pflanze die normalen Wachstumsformen zu erzeugen. Sie zeichnen sich durch rasches und üppiges Wachstum aus und sind keineswegs verkümmerte oder schwache Organismen. Besonders charakteristisch ist die Gallertbildung, die sich häufig nachweisen läßt. Mit diesen a. R., und das ist das entscheidende Moment, glückten Infektionsversuche mit jungen Erlenpflänzchen, (*Myrica*-Keimpflanzen standen nicht zur Verfügung), die in sterilisiertem Sande gehalten und mit stickstoffreicher Nährlösung begossen wurden.

Einen N-assimilierenden Pilz mit braunen Pykniden isolierte Ternetz (1904) aus einer ganzen Anzahl von Ericaceen, der deren *Mykorrhiza*-Pilze völlig glich. Ebenso vermochte Peklo (1912) wiederholt Mykorrhizenpilze von Fichten zu isolieren, die „in den speziellen Kulturen darauf geprüft, die Fähigkeit erwiesen, elementaren Stickstoff zu assimilieren“, dagegen mißlang bisher trotz aller Bemühung (Nestler 1904, 540) die R. des in *Lolium temulentum* vorkommenden Pilzes, dessen Bedeutung für die von Nestler vornehmlich anatomisch studierte Symbiose mit dem Grase noch weiterer Aufklärung bedarf, nachdem Hannig (1907) wiederholt die Zucht von pilzf freien L.t.-Pflänzchen gelang.

Einen tiefen Einblick in die Symbiose der Rubiaceen *Psychotria bacteriophila*, *Pavetta indica* und *Pav. Zimmermanniana* mit Mykobakterien (p. 345) bieten weiter die Ergebnisse v. Faber's (1912), da sich beide Symbionten getrennt voneinander ziehen lassen. Die Mykobakterien konnten aus ganz jungen Blättern in deren Absud und auf mit Gummi versehenem, neutralem, gut feucht gehaltenem Agar a. r. gezüchtet werden.

Gebundenen N benötigen sie für ihr Gedeihen nicht und assimilieren in einer C-haltigen Nährlösung den atmosphärischen N. Die

¹⁾ Über den Nachweis von Harnstoff bei endotrophen Mykorrhizen vgl. Weyland 1912.

Zucht bakterienfreier Rubiaceen gelang Faber durch Abtöten der Mikroorganismen im Samen durch hohe Temperatur. Vergleichskulturen zeigten, „daß die mit Bakterien in den Blättern versehenen Rubiaceen ihren Stickstoffbedarf aus der Luft decken können“, eine Fähigkeit, die den bakterienfreien Pflanzen abgeht.

Ebenso vermochte Miehe (1912) die in den Blättern von *Ardisia crispa* vorkommenden Bakterien auf mit Gummi arabicum versetzten Nährböden a. r. zu ziehen, die jedoch auf einem N-freien Nährboden nicht gedeihen und vermutlich nicht imstande sind, den elementaren N zu assimilieren, wofür auch Miehe's Kulturergebnisse mit bakterienhaltigen Ardisien in N-freiem Sande sprechen.

4. Symbiose von Tieren mit Pilzen, Bakterien und Algen.

Die Symbiose von *Sporotrichum Poae* Peck mit *Pediculopsis graminum* Reuter. Nach den Beobachtungen von Molz und Morgenthaler wird die Knospenfäule der Nelkenblüten von dem Pilze *Sporotrichum Poae* hervorgerufen, die Blumenblätter in eine feuchte, faulige Masse verwandelt, die zur Ernährung der stets in seiner Gesellschaft befindlichen Milbe *Pediculopsis graminum* Reuter besonders geeignet ist. Auch bleiben die Nelkenblüten infolge der Pilzinfektion geschlossen, wodurch das für die „sich entwickelnden ♀ *Prosopa* so notwendige dauernd feuchte Medium“ entsteht.

Auf Apfelgelatineplatten gelang es Molz und Morgenthaler, den Pilz zur Entwicklung zu bringen. Es zeigt sich, daß er ein schwach peptonisierendes Ferment entwickelt und somit die Gelatine etwas verflüssigt. Gleichzeitig auf die Platte gelangte Milben bohren sich nun unterhalb des Pilzthalloms in die schwach verflüssigte Gelatine ein und ernähren sich von dieser für sie durch den Pilz passend vorbereiteten gallertigen Substanz. Es bestehen also auch unter diesen künstlichen Bedingungen zwischen Pilz und Milbe „ausgesprochene symbiotische Beziehungen“, indem infolge der Weiterbewegung die Milbe „zur Ausbreitung des Pilzes“ beiträgt, „während der Pilz der Milbe die Nahrung mundgerecht macht und ihre Brutpflege unterstützt“.

Symbiotische Hefen bei Homopteren.

Bei einer ganzen Reihe von Insekten, vielen Aphiden, Kokziden, Psylliden, Zikaden, Ameisen und dem Käfer *Anobium paniceum*, sind Hefen als Symbionten beschrieben worden. Sie finden sich im Insektenkörper in der Hämolymphe, im Fettgewebe und in eigentümlichen Zellen, die als Myzetom oder Myzetozyten bezeichnet werden. Diese stellen Zellgruppen vor, die schon im Embryo der betreffenden Arten von den anderen Geweben scharf unterschieden sind und dicht mit den Mikrobenzellen angefüllt erscheinen. Wegen des einheitlichen Aussehens dieser Gebilde wurden sie von den Zoologen lange Zeit

für ganz bestimmte Organe gehalten, etwa wie das Herz, und als Pseudovitellus oder sekundärer Dotter bezeichnet, worin die betreffenden Autoren noch durch die Tatsache bestärkt wurden, daß diese Gebilde oft von Glykogen speichernden Zellen umgeben und von einem eigenen Tracheenbüschel begleitet erscheinen und auf diese Art tatsächlich ganz den Eindruck spezifischer Organe machen. Durch die Untersuchungen von Šulc und Pierantoni (zitiert nach Peklo 1912b) wissen wir heute, daß die körnchenartigen Einschlüsse Kolonien von endophytischen hefeartigen Mikroben sind. Es sollen auch schon etliche der Symbionten in *R.* gezogen sein, doch weiß man über ihre Ernährungs- und Lebensweise noch zu wenig, um genügend sichere Schlüsse auf ihre Funktion im Tierkörper ziehen zu können. Hierher gehören endlich alle jene Fälle der Symbiose von Pilzen mit Tieren, die im Kapitel IV, p. 352 geschildert werden. Es sei daher hiermit auf den Schluß der vorliegenden Arbeit verwiesen.

Symbiotische Bakterien der Blattiden und gewisser Aphiden. Sind es bei den oben erwähnten Insekten Hefen, so sind es bei den Blattiden und gewissen Aphiden Bakterien, die sich mit den Tieren innig vergesellschaften. So hat Peklo bei Gelegenheit der *R.* der schon von Krassiltschik (1889/90, zitiert nach Peklo 1912b) im Chylusmagen der auf *Acer platanoides* den Honigtau erzeugenden Aphiden entdeckten Bakterien, die mit verdünnter Bouillon mit 6 proz. Saccharose gelang, auch die Organismen des Myzetoms isoliert und auf Bouillon-Saccharose-Agar große Mono-, Diplo- und Streptokokken erhalten, die nach seiner Meinung dem Genus *Azotobacter* angehören. Seine Ansicht ist nun die, daß die Bakterien den atmosphärischen Stickstoff assimilieren und auf diese Art von ähnlicher Bedeutung für die Blattläuse werden, wie die Knöllchenbakterien für die Leguminosen. Leider liegen chemische Analysen als Belege für die ausgesprochene Anschauung nicht vor. Es wäre gewiß eine dankbare Arbeit, die Verbreitung solcher Bakterien bei Insekten, wie dies Peklo für Aphiden bereits in Angriff genommen zu haben scheint, genauer zu studieren und deren N-Assimilationsvermögen analytisch festzustellen und auch die Myzetomhefen in dieser Hinsicht zu überprüfen (vgl. Peklo), zumal Zikes erst in jüngster Zeit für bestimmte Hefen die Assimilation des atmosphärischen N nachgewiesen hat.

Symbiotische Algen bei *Hydra* und *Stentor* und anderen Tieren. Die große Ähnlichkeit, die sich zwischen *Chlorella vulgaris* und den Zoochlorellen von *Hydra* und *Stentor* zeigt, veranlaßte Beijerinck (1890) Wasser- und Gelatinekulturen mit dem tierischen Chlorophyll von *Hydra viridis*, der grünen Varietät von *Stentor polymorphus*, von *Paramaecium Aurelia* und *Spongilla fluviatilis* anzulegen. Davon glückte bloß die Zucht von *Hydra*-Chlorellen auf Grabenwassergelatine und in Wasserkulturen. „Die Möglichkeit des freien Wachs-

tums der Chlorellen außerhalb des Tieres ist dadurch erwiesen.“ Es wird daher noch die Aufgabe späterer Forschung sein, auch *Stentor*- und *Spongilla*-Chlorellen in a. R. zu ziehen und dann durch Fütterungsversuche farblose in grüne Tierformen umzuwandeln.¹⁾ Analoge Experimente wären bei der von Famintzin beschriebenen Symbiose von *Chaetoceras* und *Tintinnus inquilinus*, bei den von Weber und Weber van Bosse mitgeteilten Symbiosen von *Reniera fibulata* mit *Spongocladia vaucheriaeformis* und *Noctiluca miliaris* mit *Chlorella*, der von Haberlandt entdeckten Symbiose des Wurms *Convoluta Roscoffensis* mit membranlosen Chlorellen, sowie bei der von Kammerer geschilderten Vergesellschaftung von *Oedogonium undulatum* mit *Aeschna cyanea*-Larven und bei der von Iltis nach einer privaten Mitteilung 1912 entdeckten Symbiose von *Batrachospermum spec.* mit *Planorbis marginatus* durchzuführen. Dabei versprechen insbesondere die Experimente mit *Oedogonium undulatum* im Hinblick auf Benecke's Arbeit über den *Bacillus chitinovor* interessante Aufschlüsse über die mögliche Chitinvergärung durch Algen und die ev. Kultur von *Batrachospermum* einen wertvollen Einblick in die Ernährungsphysiologie der Rotalgen.

V. Die Bedeutung der R. zum Nachweis von unsichtbaren Krankheitserregern und Ultramikroorganismen.

Bei Menschen und Tieren, aber auch bei Pflanzen, kennt man Infektionskrankheiten, bei denen ein Erreger bisher nicht nachweisbar war. Alle Versuche, z. B. den Erreger der Tabakkrankheit oder den der infektiösen Panachure der Malven zu kultivieren, sind erfolglos geblieben. Dieser Umstand führte nun Beijerinck zur Hypothese des *Contagium vivum fluidum*, einer übertragbaren, vermehrbaren Flüssigkeit in fleckenkranken Tabakblättern, Baur und Hunger zur Annahme einer Infektionsmöglichkeit unter Heranziehung rein chemischer Prozesse bei beiden Krankheiten, d. h. eines „physiologisch-autokatalytisch wirkenden Krankheitstoxins“. Daß diese Hypothese Baur's und Hunger's recht ertragreich war, beweisen die Versuche beider Autoren. So hat also in diesem Falle die Unmöglichkeit, mit der hochentwickelten, intensiv ausgebildeten, bakteriologischen Technik Krankheitserreger der Malven- und Tabakkrankheit zu finden, einen völlig neuen Gedankenkreis erschlossen, wo mit der alten Anschauung von dem notwendigen Vorhandensein organisierter Krankheitserreger gebrochen worden ist — auch ein Ertrag der R.

¹⁾ Beachtung verdient auch die Angabe von Brand (1883), mit Hilfe arseniger Säure oder Chinin-Hydrochlorat algenfreie Aktinien zu erzielen. Bezüglich der Anwendung von Verdunklung zur Algenentfernung bei Symbiosen sowie bezüglich anderer Symbiosen von Algen mit Tieren vgl. Oltmanns II. Bd. p. 361.

Ebenso hat die bakteriologische Technik vorläufig gegen die Existenz ultramikroskopischer Organismen entschieden, deren Vorhandensein vornehmlich Gaidukov (1906) behauptete, da noch stets in auftretenden Kolonien die Koloniebildner als Organismen erkannt werden konnten (Molisch 1908). Dieser Befund stimmt insbesondere auch sehr gut mit den theoretischen Folgerungen Errera's überein, der berechnete, daß eventuell existierende Ultramikroben nicht viel kleiner sein können, als die kleinsten bisher bekannten Lebewesen.

VI. Die Reinkultur höherer Pflanzen.

Besondere Schwierigkeiten bietet das Problem der bakterienfreien Aufzucht höherer Pflanzen, so daß man leider erklären muß, daß es trotz ganz vorzüglicher Leistungen auf diesem Gebiete noch viel Zeit benötigen wird, bis man die Methodik so sicher in der Hand haben wird, wie etwa die R. von Algen, Bakterien und Pilzen.

Ein ganz hervorragendes Verdienst erwarb sich auf dem Gebiete der R. höherer Pflanzen Hannig, indem er es unternahm, den Einfluß der verschiedensten organischen Substanzen auf die Embryonen von *Raphanus sativus*, *R. Landra*, *R. caudatus* und *Cochlearia danica* zu überprüfen. Dabei wurden die Kulturen in kleinen Glasdosen mit aufgeschliffenem Deckel angestellt. „Die Lösungen (natürlich auch die Dosen usw.) waren sterilisiert, die Nährlösungen im Dampfsterilisator.“

Als Kriterium für die Wirkung der für die Versuche verwendeten Substanzen wurde die Wachstumszunahme angesehen, die im Mikroskope kontrolliert wurde. Da sich aber die Deckel der Schalen infolge Verdunstung der Nährlösung häufig mit Wasser beschlugen, die Deckel infolgedessen gewechselt werden mußten, „kam es leider oft vor, daß trotz aller Vorsichtsmaßnahmen in bis dahin sterile Lösungen aus der Luft Bakterien- und Pilzkeime hineingelangten, und die Kultur infolgedessen zugrunde ging“. Bei den entscheidenden Versuchen wurden steril aus dem Ovulum entnommene Keime in sterile Lösungen übertragen. Es hat sich mit dieser Methodik zeigen lassen, „daß von dem Kruziferenembryo unter den angewandten Bedingungen Zuckerarten sehr leicht, die Amidosäuren dagegen sehr schwer oder vielleicht gar nicht aus der diffusiblen in die nicht diffusible Form (Stärke, Eiweiß) umgewandelt werden können, daß dagegen mit Hilfe des an primären Albumosen so reichen Witte-Peptons, wenn es in bestimmten Verhältnissen mit Zucker dargeboten wird, Eiweiß aufgebaut werden kann“. Es ist auch nicht ohne Interesse, daß trotz des wiederholt beobachteten Blaß- bis Weißwerdens die Embryonen doch so fest und kraftstrotzend waren, daß

sie in mit Tollens-Lösung getränkte Watte ausgesetzt und schließlich in feinen Sand verpflanzt werden konnten, wo sie bis zu blütentragenden, mit zahlreichen Infloreszenzen versehenen Pflanzen heranwuchsen, deren Früchte vollkommen normal ausreifen. „Zur Zeit der Fruchtreife waren die meisten Exemplare ungefähr 1,40 m hoch.“ Dadurch war übrigens nebenbei auch der Beweis erbracht, „daß die Lebensfähigkeit der Embryonen durch das Herausnehmen aus dem Embryosack weder vernichtet noch irreparabel gestört wird“.

Mit der sterilen Aufzucht von höheren Pflanzen aus Samen beschäftigten sich die folgenden Autoren, allen voran Molliard (1907), dem es glückte, nicht weniger als vier Vertreter der verschiedensten und recht weit im System voneinander entfernten Pflanzenfamilien in a. R. zu ziehen. Von Kruziferen kamen *Raphanus sativus* L. und *Nasturtium officinale* L. als Versuchsobjekte in Anwendung. Die beiden anderen Versuchspflanzen waren *Allium Cepa* L. und *Ipomoea purpurea* Lam.

Zur Sterilisation wurden die Samen für einige Minuten in eine Lösung von 1proz. HgCl_2 getaucht und zur Entfernung des anhaftenden Giftes in geschlossenen, sterilen Gefäßen zunächst sehr rasch, dann langsamer im ganzen sechs- bis achtmal während eines Tages mit sterilisiertem Wasser gewaschen. Nach sterilem Auskeimen wurden sie in eine Gelatine von folgender Zusammensetzung verpflanzt: 1000 g Rieselwasser, 0,25 g Kaliumkarbonat, 0,25 g Magnesiumsulfat, 0,25 g zweibasisches Kalciumphosphat, Spur g Eisenphosphat.

Die Gelatine befand sich in zweckentsprechend geformten Eproutetten, die mit Wattepfropf versehen und überdies mit einem Gläschen zur Abhaltung einfallender Pilzsporen bedeckt waren. Selbstverständlich wurden alle Kulturgefäße und Kulturmedien sterilisiert.

Molliard hatte bei diesen Versuchen vornehmlich drei Ziele vor Augen: 1. den Nachweis der Aufnahme organischer Substanzen durch die Wurzel; 2. die Überprüfung der Wirkung dieser auf die morphologische Ausbildung der Versuchspflanzen insbesondere auf die Bildung von Rettichen und 3. die Überprüfung der Wirkung dieser Substanzen auf die Anatomie der Versuchsobjekte.

So konnte nachgewiesen werden, daß entsprechende Konzentrationen von Glukose beim Rettich Längenwachstumshemmung, Überproduktion von Chlorophyll und Vereinfachung des Blattbaues bedingten. Zur Rettichbildung kam es bei 5–15 Proz. Glukose, zur Blüten- und Samenbildung bei Konzentrationen um 10 Proz. Stärke wurde reichlich erzeugt. Wurde endlich durch hermetischen Verschuß der Gefäße die Assimilation der CO_2 unterbunden, so erfolgte eine verstärkte Aufnahme der Glukose aus der Gelatine. Es kam dabei zu einer Art Lufttrichombildung, außerdem nahmen die Blätter die Struktur von Kotyledonen an.

Nur die Saccharose vermochte noch ähnlich wie die Glukose Rettichbildung zu bewirken. Auch bezüglich der Veränderungen im anatomischen Baue infolge des zugeführten Stoffes besteht zwischen der Wirkung der Glukose und Saccharose eine

vollkommene Analogie. Maltose, Lävulose und Laktose werden vom Rettich aufgenommen, Laktose freilich weniger gut, ungünstig wirken entschieden die Monosaccharide Galaktose und Mannit. Diese rufen die gleichen anatomischen Veränderungen hervor, wie Glycerin und Äpfelsäure, wobei es zu einer Verringerung der Interzellularen kommt.

Asparagin und Pepton bedingen eine bedeutende Verbreiterung und Verdickung der Blätter sowie eine starke Anschwellung des Hypokotyls.

In abgeschlossener Atmosphäre erzeugt Asparagin Veränderungen der Zellen, wie sie bei parasitären Erkrankungen vorkommen. Die aufgenommenen Stickstoffverbindungen veränderten die Wurzeln stets derart, daß sie korallenartig anschwellen. Pepton und Ammoniumkarbonat fördern beim Rettich endlich unzweifelhaft die Stärkebildung.

Bei den in a. R. gehaltenen Zwiebeln (*Allium Cepa* L.), die übrigens auf allen angewandten Medien, selbst auf 4proz. Glycerin gediehen, ließ sich eine bedeutende Beschleunigung des Blattwachstums und eine mächtige Entwicklung des Pallasadengewebes konstatieren, falls die Pflanzen auf Glukose, Saccharose oder Glycerin gehalten wurden. Zur Zwiebelbildung kam es aber nur in so verdünnten Lösungen, daß deren Konzentration der des Bachwassers entsprach. Stärkebildung war nie zu sehen, selbst nicht in Fällen, wo die Pflanzen in so hochkonzentrierten Zuckerlösungen gehalten wurden, daß eben noch Wachstum konstatiert werden konnte.

Bei *Ipomoea purpurea* rufen Glukose und Saccharose eine Hemmung in der Gestaltsausbildung beziehungsweise eine geringe Ausbildung des Markzylinders und der Rinde hervor. Dafür wird aber das Leben des Blattes verlängert, Stärke im Parenchym gebildet, Chlorophyll ebenso wie Anthokyan im Überflusse erzeugt. Weiter kommt es zur übermäßigen Ausbildung des Pallasadengewebes, zu einer neuartigen Lokalisation des Kalziumoxalats, zu einer Reduktion des Gefäßquerschnittes, einer geringeren Ausbildung des Holzes gegenüber der des Bastes, einer besonders mächtigen Ausbildung dieser Gewebeart und zu einer frühzeitigen Entwicklung der Blüten.

Asparagin und Pepton, Glukose zugesetzt, schaden der Entwicklung der Wurzeln. Auch fördert die erste Substanz die Chlorophyllbildung: Pepton dagegen verlangsamt die Bildung der Kalziumoxalatkristalle und unterstützt die Bildung von Stärke.

Bei der Brunnenkresse (*Nasturtium officinale* L.) bedingen Glukose und Saccharose eine besonders starke Entwicklung des Pallasadengewebes, die Blätter nehmen bei Zucht der Pflanzen in 10 proz. Glukose die Gestalt der Kotyledonen an. Trauben- und Rohrzucker veranlassen Stärkebildung im Stengel und ClNa , Zucker und KNO_3 rufen an den Blättern sehr charakteristische Veränderungen hervor.

1908 gelang Molliard auch die a. R. von *Cuscuta monogyna* in mineralischer Nährlösung + 5–10proz. Glukose. In 5proz. Glukose + 1proz. Pepton oder Asparagin entwickelten sich sogar ohne Kontaktreiz Haustorien.

Eine weitere Ausarbeitung erfuhr die Methodik der allgemeinen Sterilisierung von Behältern, Nährlösungen und Sämereien durch Chudiakow und speziell die sterile Kultur in abgeschlossenen Behältern durch G. G. Petrow (beide zitiert nach Schulow). Besonders die schon früher bekannte Sterilisation der Samen mit 1proz. Bromlösung erwies sich als vorteilhaft (s. Grafe und von Porthcim 1906).

Grafe hat sich 1909 in mancher Beziehung ähnliche Fragen vorgelegt wie Molliard und *Phaseolus vulgaris* als Versuchspflanze gewählt. Die lufttrockenen Samen wurden mit einer 1 prom. Sublimat-

lösung mit Bürste gewaschen und nach Abspülen mit viel sterilem destil. Wasser in der mit Sublimat gewaschenen Hansen'schen Kammer auf Filtrierpapier auskeimen gelassen. Ebenso wurde bei der eigentlichen Versuchsanstellung stets auf die Sterilhaltung der Gefäße und Nährlösungen geachtet. Es zeigte sich, daß in kohlen-säurefreier Luft Mangel an Reservestoffen ein früheres Zugrundegehen der Pflanzen herbeiführt als in normaler Atmosphäre. Amide haben „keinen retardierenden Einfluß auf die Krise, im Gegenteil will es scheinen, als ob sie nachteilig wirkten“. Ebenso gehen bei Mobilisierung der Reservestoffe Pflanzen, denen der halbe Kotyledo gelassen wurde, gleichgültig ob sie sich mit Aminosubstanzen in der Nährlösung befanden oder nicht, zugrunde. Die Aminosubstanzen können also bei den gegebenen Bedingungen unter keinen Umständen von *Phaseolus vulgaris* ausgenutzt werden, ja sie wirken geradezu giftig und zwar war Leuzin und Tyrosin für die Wurzeln, Glykokoll und Alanin für die oberirdischen Organe besonders giftig.

Die chemische Analyse der Nährlösung ergab am Versuchsschluß bei der Wägung der nach Verdampfen des Wassers zurückgebliebenen Trockensubstanz „wohl gewöhnlich ein kleines Minus, das sich aber nicht definitiv auf die Aufnahme seitens der Pflanze beziehen läßt, da Infektion der Kulturgläser trotz der angewendeten Versuchsregeln kaum jemals vollständig vermieden werden konnte“.

Im Jahre 1909 beschrieb Burgeff seine sterilen Kulturen von Orchideen, von denen bereits p. 312 u. 330 die Rede war. Es gelingt unschwer, die Gegenwart des r. g. Orchideenpilzes natürlich vorausgesetzt, auf schräg erstarrtem sterilem Agar in Eprovetten mit Watteabschluß und Glaskappenschutz die Orchideen zu normaler Entwicklung zu bringen. Ebenso hat sich v. Faber bei seinen p. 331 geschilderten Versuchen um die R. höherer Pflanzen große Verdienste erworben.

1911 teilte weiter Schulow eine Methode mit, die es ermöglicht, die oberirdischen Teile steril auskeimen gelassener Pflanzen aus den Behältern hervorragen und in der Luft in normaler Weise zur Entwicklung bringen zu lassen. Die Methode, die sich naturgemäß nicht mit wenigen Worten schildern läßt, mag in Schulow's Arbeit oder in Grafe's Publikation III, 1912 nachgelesen werden, wo auch geeignete Zeichnungen das Verständnis wesentlich erleichtern. Die Ernte schwankte zwischen 9 — 30 g. Zur Überprüfung der Sterilität wurden jedem Gefäße am Versuchsschluß je zwei Proben der Nährlösung steril entnommen und die eine in Fleischbouillon (4 $\frac{1}{2}$ Proz. Glukose und $\frac{1}{2}$ Proz. Asparagin) zur Prüfung der Gesamtsterilität entnommen, die andere zur Prüfung auf Nitrifikation, die durch parallele Sandkulturen wahrscheinlich geworden war. „In keinem einzigen von 10 Behältern gab es nach Ablauf einer bestimmten Zeit

Bakterien, in 7 war absolute Sterilität vorhanden und nur in dreien Infektion durch Schimmelpilze“ zu bemerken. Schulow schätzt daher die Fälle absoluter Sterilität mit rund 75 Proz.

1912 hat R. Combes eine der Methode von Schulow ähnliche Methodik zur Kultur von Pflanzen in steriler Nährlösung mitgeteilt, die zu analogen Ergebnissen geführt hat. Sie findet sich in Grafe's Arbeit III, 1912 gleichfalls mitgeteilt und illustriert.¹⁾

In das vorliegende Kapitel gehören endlich die Versuche von Haberlandt (1902) mit Haaren von *Tradescantia*, mechanisch isolierten Mesophyllzellen von *Eichhornia* u. a. Objekten, die er in Nährlösungen verschiedener Zusammensetzung hielt. Er konnte aber im wesentlichen nur degenerative Veränderungen wahrnehmen, zu denen auch die mitunter beobachtete Zelldehnung gehört. Winkler (1902) hat nun die Haberlandt'schen Versuche mit geeigneteren Methoden der Isolierung, als es das Zerpupfen ist, wiederholt und isolierte Zellen aus den Blättern von *Linaria purpurea* und aus dem Wurzelparenchym von *Vicia Faba* in Knop's Nährlösung mit 1 Proz. Rohrzucker und 0,002 CoSO₄ zur Teilung gebracht und zu 2 bis 3 zelligen Fäden heranwachsen lassen. Seither sind meines Wissens keine einschlägigen Untersuchungen auf botanischem Gebiete publiziert worden.

Es wäre gewiß lohnend, mit Hilfe der für Narkotika angegebenen Isolierungsmethode (Oswald Richter 1908) mit derart mazerierten Zellen der Kartoffel u. a. Objekten die Haberlandt-Winkler'schen Untersuchungen neuerdings aufzunehmen.

Dagegen hat gerade die Tierphysiologie auf diesem Gebiete in neuerer Zeit wertvolle Resultate aufzuweisen. So hat Maximow entzündliche Neubildungen des Bindegewebes in Fremdkörper einwachsen lassen, die dann zur Isolierung der Zellen vom Mutterboden führten und damit die Untersuchung auf dem heizbaren Objektisch gestattete.²⁾

B. In systematischer Beziehung.

I. Die Hypothesen der Pleomorphie und der Anamorphose des Protoplasmas.

In der Mykologie, der Bakteriologie und der Algologie hat die Lehre von der Umwandlung der Arten ineinander, die Hypothese der Pleomorphie, Triumphe gefeiert und in jedem Falle haben

¹⁾ Weitere Angaben vgl. bei Küster A. z. K. d. M., II. Aufl., p. 203.

²⁾ Allgemein bekannt sind auch Carrel's einschlägige Untersuchungen. Man vgl. diesbezüglich auch Küster A. z. K. d. M., II. Aufl., p. 201—203.

die Vertreter der exakten Forschung unter Festhalten an den Ergebnissen der R. diese Irrlehre zurückgewiesen. Trotzdem hat Dunbar vor kurzem diese Hypothese nochmals aufgenommen und nur insofern modifiziert, daß er nun auch zum Überflusse die Umwandlung von Algen in Bakterien und Schimmelpilze lehrte.

Durch Tulasne's und de Bary's berühmte Untersuchungen war die Vielgestaltigkeit der Reproduktionsorgane von Pilzen nachgewiesen worden, wofür Tulasne den Ausdruck *Pleomorphismus* prägte. Minder kritische Naturen als die beiden genannten Forscher brachten nun aus Sensationslust und Unkenntnis die verschiedensten zufällig an einem Platze wachsenden Pilze, Bakterien oder Algen bzw. in einen genetischen Zusammenhang und redeten von der Umwandlungsfähigkeit von Pilz in Pilz, Bakterie in Bakterie und Alge in Alge.

Damit war es zu einer völligen Umwertung des Begriffes der Pleomorphie gekommen. Das Wort Pleomorphie bezeichnet in dieser Form eine Irrlehre, die auf mykologischem Gebiete die krassesten Blüten in den parasitologischen Studien Hallier's trieb, der, um nur ein Beispiel zu erwähnen, einen auf Reis aufgekommenen Pilz als Cholerapilz und Abkömmling des *Micrococcus* der Fäkalien der Cholerakranken bezeichnete. Analoge Exkursionen machten auf mykologischem Gebiete noch Bail und Hoffmann und es ist gar nicht uninteressant zu lesen, daß selbst Pasteur und Brefeld in ähnliche Irrtümer verfielen; Pasteur, weil er *Dematium* und *Saccharomyces* nicht auseinander hielt und Brefeld, weil er die Sproßpilze wegen ihres Vermehrungsmodus zunächst für verwandt mit den Brandpilzen und dann für Konidienformen höherer Pilze hielt. Endlich ließ er sich, der selbst den Heubazillus studiert hatte, durch Buchner's Arbeit über die experimentelle Erzeugung des Milzbrandbazillus verleiten, die Identität der beiden Bakterien anzunehmen.

Auf Grund sehr sorgfältiger Beobachtungen haben zunächst Tulasne und de Bary die Irrtümer der Pleomorphie gebrandmarkt, worauf Brefeld im Anschlusse an de Bary's Aufklärung des Entwicklungsganges der *Sporodinia grandis* mit Hilfe der Sp.-R. den Entwicklungsgang von *Mucor Mucedo* und der Parasiten dieses Pilzes studierte. Sehr wichtig war auch das Ergebnis, daß das *Penicillium* zu den Trüffeligewächsen zu zählen ist, da es unter bestimmten Verhältnissen trüffelartige Fruchtkörper bildet. Brefeld hatte damit den Generationswechsel auch bei den Schimmelpilzen festgestellt und ihnen damit ihre bisherige Ausnahmestellung genommen. Davon, daß er zu seinen Versuchen durchsichtige Medien, wie Mistdekot, Gelatine in den von Geißler hergestellten Recklinghausen'schen Kammern verwendete, war bereits p. 312 die Rede.

Auf bakteriologischem Gebiete verbreiteten trotz F. Cohn's bereits vorliegender Bakterienübersicht Billroth und

Nägeli die Lehre von der Pleomorphie. Nach Billroth sollten Organismen der schwächtigen, lebhaft sich teilenden Pflanzenwelt nur eine große Spezies, *Coccobacteria septica*, darstellen und sich gegenseitig ineinander umzüchten lassen. Nach Nägeli's Meinung nimmt die gleiche Spezies im Laufe der Generationen abwechselnd verschiedene morphologisch und physiologisch ungleiche Formen an, „die im Laufe von Jahren und Jahrzehnten bald die Säuerung der Milch, bald die Buttersäurebildung im Sauerkraut ¹⁾, bald das Langwerden des Weines, bald die Fäulnis der Eiweißstoffe, bald die Zersetzung des Harnstoffes, bald die Rotfärbung stärkemehlartiger Nährstoffe bewirken, bald Typhus, bald rekurrerendes Fieber, bald Cholera, bald Wechselfieber erzeugen“.

Welche furchtbare Konsequenzen eine solche Lehre für das praktische Leben, insbesondere für den Gemütszustand des Menschengeschlechtes haben müßte, leuchtet ohne weiteres ein.

Unter Nägeli's Einfluß hat dann auch Buchner in einer Art experimenteller Untersuchung die Umwandlung des Heu- in den Milzbrandbazillus beweisen wollen.

Hier mußten nun Vittadini, Brefeld, E. Klebs und vor allem R. Koch mit ihren Methoden zur Trennung der Keime einsetzen, um in dieses wissenschaftliche Chaos Klarheit zu bringen. Je intensiver man sich nun mit der R. dieser morphologisch so schwer charakterisierbaren Organismen beschäftigte, desto klarer wurde es, daß es auch bei den Bakterien konstante Arten mit sicheren Unterscheidungsmerkmalen gibt, und damit war auch auf bakteriologischem Gebiete mit der Pleomorphie aufgeräumt.

Auf algologischem Gebiete hat auch das zufällige Vorkommen auf demselben Platze oder das zufällige Hintereinandervorkommen selbst von höheren Algen dazu geführt, sie als zusammengehörige Entwicklungsstufen einer Form anzusehen. So konstruierten z. B. Sirodot und Peter einen Zusammenhang zwischen *Chantransia* und *Batrachospermum*, indem sie das, was man bisher als *Chantransia* bezeichnet hatte, als Entwicklungsstufe von *Batrachospermum* auffaßten. Nach Peter soll sogar aus der *Chantransia* noch die *Lemanea fluviatilis* hervorgehen. Heute weiß man (vgl. Oltmanns), daß *Chantransia* und *Batrachospermum* grundverschiedene Typen der Rhodophyceen sind, und es hätte nur etwas sorgfältigere Beobachtung genügt, um den erwähnten Irrtum zu vermeiden.

¹⁾ Nach Hueppe (1884) als Wirkung zweier Bakterien erkannt, von denen der *Micrococcus lacticus*, der durch Kochen der Milch getötet wird, hauptsächlich die Säurereaktion, der Amylobakter, dessen Sporen das Kochen aushalten, den bitteren Beigeschmack der Milch bedingt.

Bei den niederen Algen bedurfte es allerdings einer sorgfältigen Kultur der meist einzelligen Organismen, um mit der, abgesehen von Agardh, Meyen, Kützing und Fresenius — von Chodat, Grintzesco und zuletzt von Borzi (1895) vertretenen Lehre der Pleomorphie aufzuräumen. *Protococcus*, *Botryococcus*, *Chlorococcum*, *Palmella*, *Tetraspora*, *Scenedesmus*, *Rhaphidium* usw. sollten nach diesem Autor Formen der polymorphen Spezies *Protoderma viride* sein.

1896 schon hat Klebs in seinem bekannten Buche „Über die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen“ gezeigt, wie auf algologischem Gebiete der Kampf gegen die Pleomorphie aufzunehmen ist:

1. Durch die R. der in Frage kommenden Art.
2. Die direkte Beobachtung.
3. Die genaue Kenntnis der Bedingungen, unter welchen die einzelnen Entwicklungsstadien auftreten oder der Übergang der einen Form in die andere stattfindet.

Im Anschlusse an ihren Lehrer setzten nun Senn und Artari den Kampf gegen die Lehre der Pleomorphie fort, von denen sich Artari besonders gegen Chodat und Grintzesco wendete.

Überblicken wir die Erfahrungen über die Pleomorphie, so müssen wir gestehen, daß sich diese Hypothese mit einer beispiellosen Hartnäckigkeit auf den Gebieten der Mykologie, Bakteriologie und Algologie hielt, daß sie in Männern wie Hallier, Bail, Hoffmann, Billroth, Nägeli, Sirodot, Peter, Chodat, Borzi und Grintzesco und vielen anderen eifrige Verfechter, in Männern wie Ferd. Cohn, de Bary, Brefeld, R. Koch, G. Klebs, Artari und Senn ebenso energische Gegner gefunden hat. Und wenn schließlich die „Antipleomorphisten“ zum Siege gelangten, so ist dies in erster Linie der Forderung nach Beobachtung der Kontinuität des Entwicklungsganges und damit de Bary zu danken, der diese Forderung immer wieder, unbekümmert um die mit der Kleinheit der Objekte wachsenden Schwierigkeiten, gestellt hat. Diese Forderung ist von allen Antipleomorphisten hochgehalten worden. In zweiter Linie aber gebührt das Verdienst am Siege über die Pleomorphie der R., ohne die eine Befolgung der ersten Forderung oft absolut unmöglich gewesen wäre. Mit diesen Ausführungen erübrigt es sich natürlich auch, auf die von Dunbar neuerdings aufgefrischten Pleomorphieideen einzugehen.

Daß selbstredend die bakteriologische Technik und die mit ihr unzertrennlich verquickte R.methode auch jene Irrtümer beseitigte, die man als Anamorphose des Plasmas, als eine Umwandlung des Protoplasmas irgendwelcher Pflanzen in Bakterien und andere Mikroorganismen bezeichnete und die von Th. Hartig, v. Nägeli,

H. Karsten, Wigand, Nüesch und Béchamp vertreten wurde, sei nur nebenbei bemerkt. Die durch die R. unterstützte, exakte Forschung hat die anscheinend beobachtete Generatio aequivoca als für unsere Zeit nicht nachweisbar¹⁾ und auch die mit der Pleomorphie in vieler Beziehung verwandte Hypothese der Anamorphose des Plasmas als wertloses Phantasieprodukt erkannt.

II. Andere für die Systematik verwertbare Ergebnisse der R.

Von systematischem Interesse sind überdies gewisse Befunde der R., die sich in letzter Zeit immer mehr häufen und die uns zeigen, wie vielgestaltig derselbe Organismus zu wachsen vermag, wenn man ihn verschiedenen physiologischen Bedingungen aussetzt, und wie er auf diese Art einen der exakten Forschung zugänglichen Pleomorphismus im Sinne von Tulasne und Brefeld aufweisen kann.

So hat auf algologischem Gebiete G. Klebs die verschiedene Wuchsform von *Hormidium* und vielen anderen Algen unter verschiedenen Ernährungsbedingungen studiert, Senn besonders die Planktonorganismen durch Zucht auf Agar, bei Überschuß von Sauerstoff und verschiedenen Konzentrationen der untersuchten Stoffe zur Aufgabe ihrer normalen Kolonieforn, ja sogar zum Koloniezerfall zwingen können. Küster beobachtete bei der von ihm a. r. gezüchteten, farblosen Peridinee ganz sonderbare Gestalten, je nachdem er sie auf hypotonischen CNa-Lösungen oder auf gallertigen Nährböden kultivierte (s. p. 307, 319). A. Richter studierte den Einfluß von höheren CNa-Konzentrationen, Artari den der höheren Konzentrationen von Salzen und organischen Substanzen auf die Gestaltsveränderung von *Stichococcus bacillaris*. Andreesen beobachtete in mit Bakterien stark verunreinigten Leuzin-, Asparagin- und Zuckerkulturen allerlei Zerrformen und abnorme Teilungen der in Sp.-R. vorhandenen Desmidiaceen. Ich brachte *Asterionella*-Kolonien auf Agar zur Aufgabe ihrer normalen Gestalt und zu *Fragilaria*-artigem Wuchse jeder einzelnen der die *Asterionella*-Kolonie zusammensetzenden Diatomeenindividuen und die Formen der in a. R. gezogenen *Nitzschia putrida* sind so auffallend, daß ich sie in der Fig. 3 reproduzierte. Die unter jeder Figur eingetragenen Erläuterungen zeigen die Bedingungen, unter denen die verschiedenen Formen entstehen.

Es ist nun auch sehr interessant zu sehen, daß die geänderte Individuen- die Kolonieforn (Fig. 4) bedingt (p. 346), was damit zusammen-

¹⁾ Damit sind auch alle Versuche wie die M. Kuckuck's, Dubois', Leduc's u. a., mit BaCl₂ oder RCl₂ auf bakteriologischen Nährböden, z. B. Gelatine, Lebewesen (Bakterien) zu erzeugen, zurückgewiesen. In diesen Fällen handelt es sich um eine Art Traube'scher Zellen, um semipermeable Niederschläge, die Zellen vortäuschen.

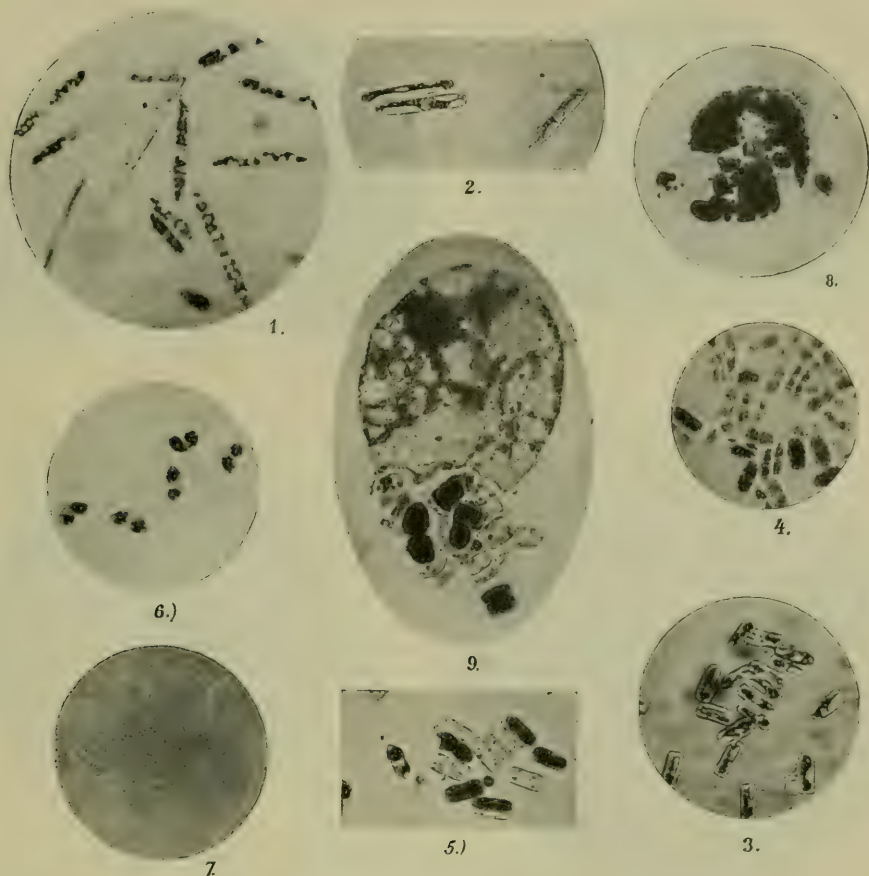
hängen mag, daß ähnlich wie bei Bakterien auch bei Diatomeen unter sonst gleichen Bedingungen die Speziesgestalt die Koloniestform hervorruft¹⁾ (Fig. 5 u. 6).

Es sei weiter auf die Arbeiten von Krüger, Schneidewind, Wille und Gerneck und auf Nadson's Studie über die sog. grünen Bakterien²⁾ verwiesen, sehr kleine, chlorophyllführende Algen, deren Studium und Bestimmung ohne R. absolut ausgeschlossen gewesen wäre. Endlich hebe ich die schöne monographische Bearbeitung des Hämatococcus von Wollenweber hervor, der diese Alge in Sp.-R. hatte und verweise noch auf Th. Frank's Publikation, die abgesehen von wertvollen physiologischen Ergebnissen, die systematische Charakterisierung der a. r. gezüchteten *Chlamydomonas tinging*s brachte. Von Zumstein's Nachweis der Zugehörigkeit der *Astasia*- und *Euglena*-Form zu einer Spezies und der weiteren Vertiefung unserer systematischen Kenntnisse über *Euglena gracilis* durch die überaus gründliche Studie von Charlotte Ternetz (1912) war schon (p. 317) die Rede. Ich möchte hier nur ergänzend erwähnen, daß Ch. Ternetz vier verschiedene Formen der *Euglena gracilis* unterscheidet: α = die normale grüne Form, β *hyalina variabilis* = die hyaline Dunkelform, gewissermaßen eine Standortsvarietät von α , die durch Zucht auf organischen Substanzen im Dunkeln erzielt, völlig farblos, ins Licht gebracht, wieder zu ergrünen vermag, γ *intermedia* = eine Zwischenform, die sich mit Beijerinck's *Chlorella variegata* und den buntblättrigen Varietäten höherer Pflanzen vergleichbar, im Verlaufe einiger Wochen in konstant farblose und normal grüne Individuen spaltet; endlich δ *hyalina* = eine hyaline Lichtform, eine minderwertige, albikate, apoplastide Form, die die Fähigkeit des Ergrünerens völlig eingebüßt hat.

In bakteriologischer Hinsicht interessant sind Studien, wie die Mische's über die Biologie, Morphologie und Systematik des Tuberkelbazillus, der schon von Lehmann und Neumann von den eigentlichen Bakterien abgesondert wurde und mit dem Diphtherie-, Rotz-, Leprabazillus und den Aktinomyzeten in eine Familie, Actinomyces, eingereiht wurde. Als ein sehr charakteristisches Merkmal ist die sprossende Verzweigung hervorzuheben, die Mische

¹⁾ Wenn Meinhold bei Peptonzusatz etwas anders geformte Kolonien der *Nitzschia dissipata* bekam als bei Asparaginzusatz, bei denen man übrigens immer noch die Grundgestalt erkennt — sie sind meiner Meinung nach nur zurückgeblieben —, so beweist das noch nichts gegen meine, nun auch von E. G. Pringsheim (1912, p. 315) vertretene Auffassung, daß verschiedene Spezies unter gleichen Bedingungen verschieden gestaltete Kolonien geben. — Meinhold befindet sich übrigens gerade in dieser Hinsicht (p. 10) in Übereinstimmung mit mir, wenn er sagt, daß man auch „mit einiger Erfahrung die verschiedenen Koloniestformen verschiedener Spezies zu unterscheiden lernt“.

²⁾ Der Name ist jedenfalls zu verwerfen, da wir chlorophyllgrüne Lagerpflanzen als Algen bezeichnen.

Fig. 3. Formen der *Nitzschia putrida* Benecke (Original)

1. Nitzschien-Gestalt auf Gelatine (var. *gigas*).
2. Nitzschien-Gestalt auf Agar (var. *longa*) zeigt Plasmolyse.
3. *Navicula*-Gestalt auf Agar (var. *nanella*) trat plötzlich auf.
4. *Navicula*-Gestalt auf Agar (var. *naviculaeformis*) nach langer Zucht aufgetreten.
5. Gehörnte Nitzschien-Gestalt auf Agar (var. *cornuta*).
6. Kipfform Nitzschien-Gestalt auf Agar (var. *siliginea*).
7. *Gomphonema*-Gestalt auf 1proz. ClNa-Agar (var. *gomphonemiformis*).
8. u. 9. Plasmodien.
8. Vital gefärbt mit Neutralrot.
9. Mit Osmiumsäure fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt.

veranlaßte, im System zwischen die Familien der Coccaceae und Bacteriaceae einer- und der Spirillaceae andererseits die Familie der Mycobacteriaceae (Pilzbakterien) zu stellen, zu denen v. Faber auch die aus Rubiaceen a. r. k. Organismen rechnet (vgl. p. 331).

Wesentliche Bereicherungen erfuhr die bakteriologische Systematik ferner durch die Monographien von Molisch über Purpur- und Eisen-

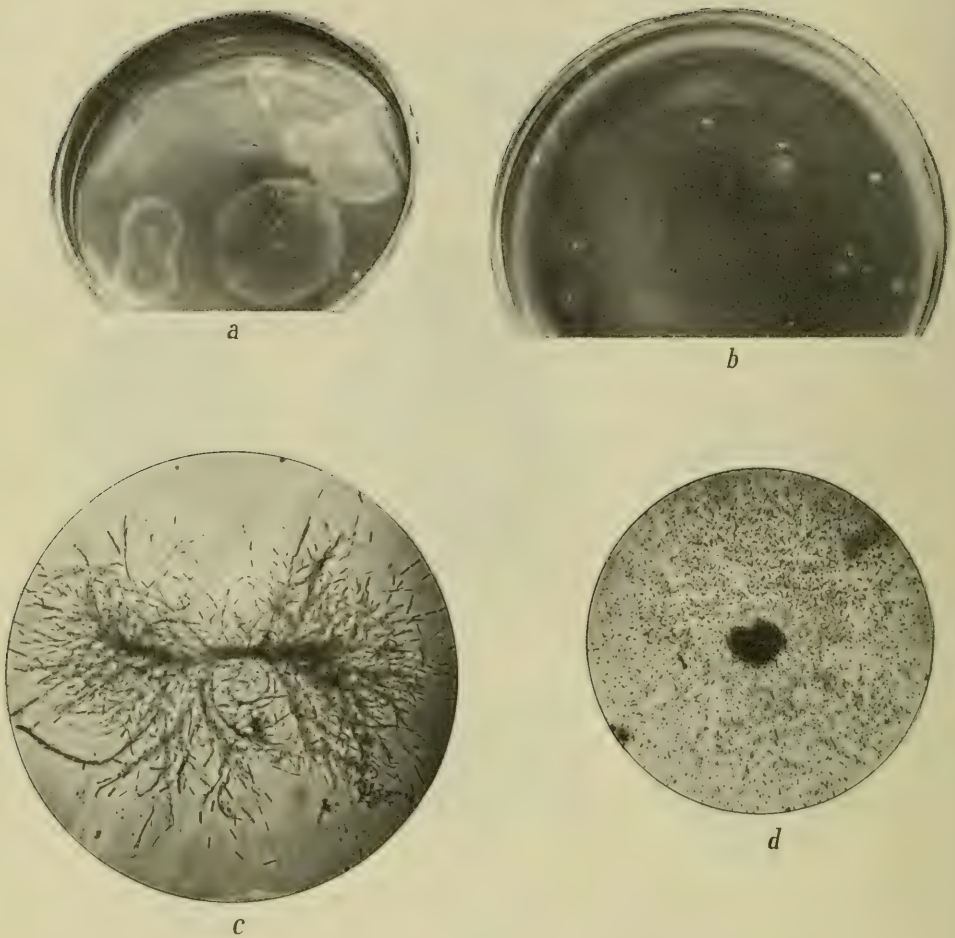


Fig. 4. Abhängigkeit der Kolonie- von der Zellform der *Nitzschia putrida* Benecke (Original).

- a) u. b) Kolonien in Petrischalen, etwas verkleinert.
- a) Der *Nitzschia*-Typus der Diatomee.
- b) „ *Navicula*- „ „ „
- c) u. d) Einzelne Kolonien bei 30facher Vergrößerung.
- c) Der *Nitzschia*-Typus der Diatomee.
- d) „ *Navicula*- „ „ „

und seine und Reinelt's Studien über Leuchtbakterien. Genauerer muß in Molisch's Arbeiten nachgesehen werden.

Mit einer ganz neuen Gruppe von Bakterien machten uns die Studien Thaxter's, Baur's, Jahn's, Quehl's und Vahle's bekannt, den Myxobakterien. Es sind das Bakterien, die in eigentümlichen Straßen wachsen, die an die Plasmodien von Myxomyzeten

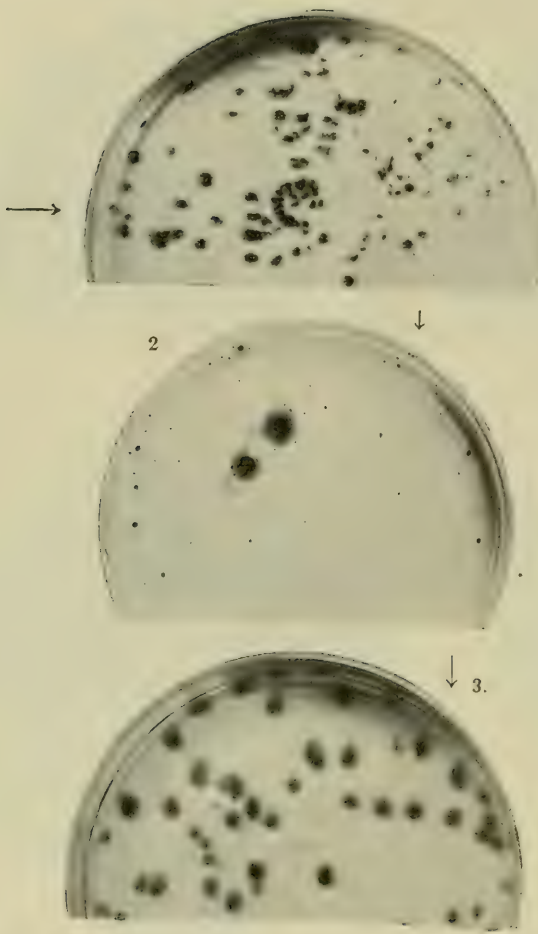


Fig. 6. Abhängigkeit der Kolonieform der Diatomeen von der Gestalt der kultivierten Art und der Konsistenz des Agars (Original).
Photogr. von Dr. F. Ruttner.

1. u. 3. 14tägige Kolonien der *Nitzschia Palea*.
1. auf 1,5 Proz. Agar.
3. „ 0,5 „ Agar. Die ausgebreiteten Kolonien in 1. sind Oberflächen-, die Zwickelformen submerse Kolonien.
2. Kolonien der *Navicula minuscula* Grun auf 1 Proz. Agar; ihr Äußeres weicht ganz von dem von 1. u. 3. ab. Die ausgebreiteten sind Oberflächen-, die punktförmigen submerse Kolonien.

Man sieht auch eine ganz deutliche Abhängigkeit der Kolonieform vom Lichte, dadurch entstanden, daß sich die neugebildeten Individuen, phototaktisch gereizt, gegen das auffallende Licht bewegten und bei dieser Kriechbewegung in dem festweichen Substrat fixiert wurden. Die eingetragenen Pfeile geben die Einfallsrichtung des Lichtes an.

erinnern, mit denen sie eine noch größere Ähnlichkeit dadurch gewinnen, daß sie sich in ihrer Gesamtheit zu gesetzmäßig geformten Fruchtkörpern zusammenfügen, die Myxomycetenfruchtkörpern oft täuschend ähnlich sind. Daß das Studium, ja überhaupt nur der Nachweis von dem Zusammenhang dieser Fruchtkörper mit Bakterien nur durch die R. (Sp.-R.) möglich war, braucht kaum hervorgehoben zu werden. A. R. besaßen Baur und Quehl.¹⁾ Herr Kofler, der unter Anleitung von Prof. Molisch die Myxobakterien Wiens zu studieren hat und nun auch über a. R. solcher Organismen verfügt,

beabsichtigt die Myxobakterien auch in physiologischer Hinsicht zu studieren.

¹⁾ Beide erkannten schon Pepton (Witte) als vorzügliche C- und N-Quelle für Myxobakterien, das, in $\frac{1}{2}$ Proz. zu Mistagar zugesetzt, kräftiges, in 1—3 Proz. üppiges Wachstum hervorruft. Asparagin ist minder günstig und einfachere N-Verbindungen genügen nicht.

In das Studium der *Fungi imperfecti* hat Klebahn die Sp.-R. eingeführt und damit die systematische Stellung der *Pleospora Ulmi*, des *Gloeosporium nervisequum* u. a. klargelegt. Hiekel studierte, wie schon erwähnt, den Soorpilz und konnte zeigen, daß das *Dematium albicans* Laurent (*Oidium albicans* Robin) „eine Formenreihe darstellt, die nach zwei Endpunkten variiert und deren Endglieder zwei wohl unterscheidbare Varietäten darstellen“, den Konidien- und den Hyphensoor. Auch konnte er mit seinen a. R. Laurent's Ansicht, daß der Soorerreger mit *Dematium albicans* de Bary näher verwandt ist, als mit *Oidium lactis* Fres, wesentlich stützen.

Was endlich die Eumyzeten anlangt, so gibt Wehmer's Werk „Die Pilzgattung *Aspergillus*“ ein Beispiel, wie eine derartige Durcharbeitung einer Pilzgruppe durchzuführen ist. Da nun auch ein Sammelreferat von Wehmer in Lafar's H. d. t. M. erschien, kann von weiteren Angaben abgesehen werden, zumal p. 327 besonders de Bary's, Brefeld's, Duggar's u. a. Ergebnisse mit höheren Eumyzeten besprochen worden sind.

Den Abschluß meiner Ausführungen über die Bedeutung der R. mag nun noch der Hinweis auf wiederholte Ansätze zu ihrer Anwendung auf zoologischem Gebiete bilden. Daß und wie Amöben gezüchtet wurden, ist bereits p. 314 ausgeführt. Hier erwähne ich bloß Enriquez's Versuche mit Infusorien (*Glaucoma scintillans*), die er bis zur 683. Generation zog, wobei er stets von den jeweiligen Abkömmlingen je einen in eine neue Nährlösung übertrug, um die Giftwirkung angehäufter Bakterien möglichst auszuschließen. Ich habe dann weiter auf die entwicklungsgeschichtlichen Studien von Woltereck und Langhans an Daphnien zu verweisen, denen ein ähnliches Prinzip zugrunde lag.

Man sieht also, daß auch in der Zoologie sich allenthalben das Bedürfnis nach der Anwendung von R. Geltung verschafft, und dies auch in der Form, daß man für bestimmte Studien als Futter der Tiere R. bestimmter Algen, Hefen und Bakterien verlangt (vgl. insbesondere bezügl. der Algen Allen und Nelson).

Nachdem bisher die durch die R. erzielten Fortschritte vornehmlich auf botanischem Gebiete vorgeführt wurden, erscheint es wohl am Platze, auch vor den Mängeln der Methodik die Augen nicht zu verschließen und mit einigen Worten auf diese einzugehen.

III. Die Mängel der Reinkultur.

Wenn ich hier von den Mängeln der R. zu sprechen gedenke, so beabsichtige ich damit nicht etwa auf methodische Unvollkommenheiten der einzelnen Verfahren einzugehen, — die wurden ja nebenbei schon im Kapitel 2 angegeben, wobei gleichzeitig die Mittel angedeutet wurden, sie da und dort durch Berücksichtigung der Biologie des zu züchtenden Organismus oder durch verschiedene Kombinationen der R.methoden zu parallelisieren. Hier handelt es sich um das Prinzip, ob R. überhaupt am Platze sind oder nicht.

Wenn sich z. B. Hansgirg (1904) gegen die R. mit folgenden Worten wendet: „An dieser Stelle sei noch bemerkt, daß die Ansicht von Klebs, eine Reform in der Algologie bloß durch R. durchzuführen, von einigen erfahrenen Algologen nicht geteilt wird“, — so trifft dies das Prinzip. Und man fragt sich unwillkürlich: „Wozu alle diese Mühe, wenn Männer wie Hansgirg so sprechen?!“

In diesem Falle, was nämlich die systematischen Fragen anlangt, dürfte wohl kein moderner Forscher von dem oben entwickelten Prinzip der Bary's abweichen, daß man die Zugehörigkeit von verschiedenen Entwicklungsformen zu einem Entwicklungskreise nur dann wird gelten lassen, wenn man den Organismus von der Spore (Eizelle) bis zur Spore (Eizelle) unter steter Kontrolle verfolgt und ihn alle fraglichen Formen durchlaufen gesehen hat. Der Systematiker wird also in diesen Fällen von der Sp.-R. — wir erörterten oben, warum diese genügt — nie abgehen.

Viel schwerwiegendere Einwürfe haben Nadson (1899) am Schlusse seiner Arbeit über *Dictyostelium mucoroides* und G. Karsten (1909) anlässlich eines Referates meiner Arbeit über die Biologie der *Nitzschia putrida* B. gegen das Prinzip der R. und zwar vom physiologisch-biologischen Standpunkte erhoben.

Was zunächst den wesentlichsten Einwand G. Karsten's anlangt, daß mit a. R. anscheinend der Entwicklungszyklus der Diatomeen kaum hätte klargelegt werden können, so bestreite ich nicht, daß die in Fig. 3_s abgebildeten Plasmodien Zuchtprodukte darstellen und daß es für die Diatomee gewiß ganz abnorme Verhältnisse sein mögen, daß sie, stets durch Teilung vermehrt, lauter Individuen liefert, die sozusagen gleichen Geschlechtes sind, daß sie also, da der andersgeschlechtige Partner nicht auch in R. vorliegt, zu keiner normalen Auxosporenbildung kommen kann.

Doch wäre ja daran zu denken, daß es dem Experimentator mit den Diatomeen schließlich ebenso glatt gelingt, die getrennt geschlechtigen Formen zu ziehen und dann auf der gleichen Schale zur Kopulation zu bringen, wie es Blakeslee mit seinen Mucorineen glückte.

Der beliebteste Einwand gegen die a. R. ist aber jedenfalls der, daß der Züchter sein Kulturobjekt dem Kampfe ums Dasein mit all seinen Gefahren und Beschwerden außer etwa dem mit seinen Artgenossen entrückt. Da gibt es keinen durch fremde Konkurrenz erzeugten Nahrungsmangel mehr, wenigstens an der Peripherie der Kolonien überall üppigste Ernährung, da ringt, um bei dem Beispiele zu bleiben, die angefeindete *Nitzschia* nicht mehr um das bißchen Nahrung mit tausenden giftabsondernden Bakterien und braucht sich nicht mehr ihrer Gifte zu erwehren.

Dagegen frage ich aber meinerseits:

Welcher von den von Benecke für Schlick in Meerwasser mit 1,219, von G. Karsten in 2 Proz. Asparagin mit 1,58, 1,87, 2,646, in Asparagin 2 Proz. und Zucker 2 Proz. mit 1,87, 1,913, 2,08, 2,236, 2,739, 3,162 in Rohkulturen und von mir mit 8, 16,57, 37,76 für $\frac{1}{3}$, weitere $\frac{2}{3}$ und weitere $\frac{4}{3}$ Tage in R. gefundenen Vermehrungsfüßen¹⁾ der *Nitzschia putrida* entspricht nun der Wahrheit? Soll man annehmen, daß die durch die Bakterientätigkeit gehemmte oder die in a. R. mit 5 Stunden festgestellte Vermehrungsgeschwindigkeit der Diatomee die richtige Vorstellung von der Vermehrungsart der Alge gibt? Fast meine ich, daß man sich ziemlich allgemein dafür entscheiden dürfte, daß die in Rohkulturen gefundenen Werte die durch pathologische Veränderungen diktierten sind.

Und nun, ganz abgesehen von dem speziellen Falle, das eine bleibt richtig, der in a. R. gehaltene Organismus befindet sich nicht unter normalen Verhältnissen. Wie aber will man ihn erschöpfend studieren, wenn man ihn nicht völlig in der Gewalt hat; wie will man z. B. erfahren, ob er Eiweiß löst, welche organische Verbindungen er assimiliert u. a. m.? — Eine üppige Ernährung kann ja auch in eine magere umgewandelt werden. Und den Vorteil der Rohkulturen — und das gilt auch von Nadson's „cultures combinées“ — zugegeben, auf welchen Faktor will und soll bei ihrer Anwendung wohl der Züchter allenfalls beobachtete Formveränderungen u. v. a. zurückführen? Gerade da zeigt es sich, wie unersetzlich die a. R. ist. Mag sie immerhin den oben erörterten Nachteil haben, daß sie den Organismus der Wirkung seiner Feinde entzieht, so bietet sie doch immerhin so unendlich mehr Vorteile, daß ihre Anwendung eine unerläßliche Forderung biologischer Forschung bleiben wird.

Und wenn wir uns nun noch fragen, wie wir auch diesen Nachteil möglichst abschwächen könnten, so wird bereits das vergleichende

¹⁾ Die Formel für den Vermehrungsfuß (w), die Hensen für Peridineen zum ersten Male anwendete und die Karsten und Benecke auf Diatomeen übertrugen, lautet $\log w = \frac{\log C - \log A}{n}$, wobei A die eingepflichten Organismen, C deren Endsumme und n die Zahl der Versuchstage bedeutet.

Studium von Roh- und R., das Rückversetzen reingezogener Objekte in die ursprünglichen Bedingungen sehr viel Lehrreiches bieten. Man wird aber auch so vorgehen können, daß man jeden der am natürlichen Standorte vorkommenden Partner des reingezüchteten Organismus reinkultiviert und nun in Kombinationskulturen ihn mit jedem einzelnen und dann mit mehreren und schließlich mit allen zusammen zieht und so jedwedes einzelnen und schließlich aller zusammen Einfluß auf den den Züchter interessierenden Organismus beurteilt. Mühevoll, aber zweifellos exakter ist diese Lösung, als die Beobachtung der Rohkultur allein.

IV. Biologisch beachtenswerte von Tieren erzielte Reinkulturen in der Natur.

Nachdem wir die Methodik der R. und ihre Bedeutung für Physiologie, Systematik und Praxis kennen gelernt haben, mag eine Art biologischer Anhang die kleine Studie abschließen, die uns zeigt, daß nicht nur der Mensch, sondern auch bestimmte Tiere dem Prinzip der R. huldigen, wenn es ihren Zwecken nützt. Freilich ist die R.-Methode der Tiere selbstverständlich viel primitiverer Natur und steht etwa auf der gleichen Stufe wie das Jäten des Bauern und der den Ackerbau betreibenden Ameisen. Immerhin sind die Resultate derart, daß sie uns alle Achtung vor den kleinen Mykologen abzwängen.

Das älteste bekannte Beispiel sind die Pilzgärten¹⁾ der Atta-Arten, der Blattschneiderameisen, die in eingehendster Weise von Adolf Möller studiert worden sind. Es gelang ihm der Nachweis, daß die von den Blattschneidern heimgebrachten Blattstücke nur zum kleinen Teile zur Bedeckung ihres Nestes benutzt werden, daß vielmehr die Hauptmasse noch weiter zerschnitten und mit den Kinnbacken und Füßen so weich geknetet wird, daß nur noch wenige Zellen unverletzt bleiben. Auf die Weise wird mit diesen formlosen Klümpchen und einer grobporigen schwammigen Masse das Nestinnere hergestellt.

Feuchtigkeit, Wärme, die vorzüglichsten Faktoren üppigster Pilzentwicklung, lassen nun eine ganze Anzahl Pilze aufschießen, von denen aber nur einer von den Ameisen geduldet wird, während alle anderen kurz nach dem Aufkommen entfernt werden. Dieser eine zeigt reichliche Pilzfäden, die alsbald in kleine $\frac{1}{2}$ mm große keulenförmige Anschwellungen enden, die Möller als Kohlrabihäufchen

¹⁾ Eine sehr schöne Schilderung vgl. in Schimper's Pflanzengeographie.

bezeichnet hat. Sie sind es, die die wichtigste, wenn nicht einzige Nahrung der Ameisen darstellen, täglich fleißig abgeweidet werden und sich täglich frisch ergänzen. Sie enthalten reichlich Eiweiß und sind so „rein“, daß sie ohne weiteres zur Gewinnung von R. verwendet werden können. In bestimmten Nährlösungen vermochte A. Möller den reingezüchteten Pilz wieder zur Bildung der Kohlrahibhäufchen zu veranlassen, die, Blattschneiderameisen geboten, ebenso gerne verzehrt werden, wie die selbst erzeugten. Sie sind also keine Ameisengallen, entstehen also nicht durch den mechanischen Reiz des Abschneidens, sondern sind Produkte der Kultur und wohl am besten den von Eschenhagen bei hohen Konzentrationen erzielten Gemmen zu vergleichen.

Ausnahmsweise und unter noch unbekannten Bedingungen entwickeln sich in den Nestern aus dem Myzel auch hutförmige Fruchtkörper, die von Möller als neue Art der Gattung *Rozites* bestimmt und als *R. gongylophora* Möll. bezeichnet wurden.

Außer den Atta-Arten legen noch die sog. Haar- und Höckerameisen, Arten der *Apterostigma* und *Cyphomyrmex*, Pilzgärten an und gewinnen auch Pilzfädenverdickungen (Kohlrahibhäufchen), jedoch von etwas anderer Gestalt als die Atta-Arten. Allen diesen Ameisenpilzgärten gemeinsam ist die Tatsache, daß nach Entfernung der Züchter die Hyphen alsbald ins Kraut schießen und der Pilz ein völlig geändertes Aussehen bekommt.

Auch eine europäische Ameise, *Lasius fuliginosus*, kultiviert nach Fresenius und von Lagerheim einen Pilz, der als *Septosporium myrmecophilum* Fres. bezeichnet wurde.

Nach Holtermann und Petsch züchten auch die Termiten Pilze, die ihnen zur Nahrung dienen. Sie haben es am wenigsten weit in der R. gebracht. Sie verfahren nämlich so, daß sie das Material, das als Substrat für den Pilzkuchen dienen soll, durch ihren Verdauungsprozeß so gut es geht sterilisieren, wobei zwar viele fremde und unerwünschte Keime zugrunde gehen, aber auch eine ganze Anzahl, die die Körpersäfte vertragen, erhalten bleiben. Nach Petsch bleibt z. B. als regelmäßiges Unkraut *Xylaria* übrig, nach v. Höhnelt auch die Hypocreacee: *Neoskofitzia termitum*.

Die Ambrosiagallmücken, die nach Baccarini's, Trotter's und insbesondere Neger's Befunden (s. diesen) Pilze ziehen, die ganz ähnliche, eiweißerfüllte Hyphen aufweisen wie die, die in Ameisennestern gefunden wurden, haben wieder eine ganz andere Methode, um die Reinheit des Impfmateri als zu erzielen. Es wird nämlich der Nahrungspilz zusammen mit der Larve in die Gallenhöhle eingeschlossen, wodurch Verunreinigungen von der R. ferngehalten werden.

Neger's Versuche, die Pilze aus Emerus-Gallen zu kultivieren, gaben „in vielen Fällen mehr oder weniger reine Kulturen“. „In

jenen Fällen aber, wo R. des Ambrosiapilzes (so nennt er derartige Futterpilze ganz allgemein) erzielt wurden, entwickelte sich ein Pykniden tragender Pilz, dessen Konidien als die von *Macrophoma* erkannt wurden, die auch auf verlassenen Gallen häufig nachgewiesen werden konnten.“ Ebenso leicht ließ sich das Myzel aus den Fruchtgallen von *Sarothamnus scoparius*, das von *Asphondylia Mayeri* gehegt wird, kultivieren. So interessant nun diese Vorkommen sind, so weiß man doch gar nichts Sicheres über die Art der Übertragung der Pilze in die Gallen, doch vermutet Neger, daß die Infektion mit der Eiablage verquickt wird.

Ganz anders ist endlich die Technik des Borkenkäfers. Er sucht sich zunächst eine gewisse Garantie für die Reinheit seiner Kultur durch Anbohren noch frischer oder eben gefällter, nicht in Zersetzung begriffener Baumstämme, meidet stets vom Hallimasch befallene Stämme u. a. m. *Xylophaga lineatus* bohrt dann endlich seine Gänge stets so, daß ein Gang in radiärer Richtung vordringt, der sich in geringer Tiefe gabelt. „Jeder der beiden Seitengänge läuft bogenförmig parallel den Jahresringen, senkrecht zur Längsachse und an den Enden dieser, oft sehr langen Gänge liegen die Larvenwiegen in Form kleiner Nischen. Es leuchtet ein, daß durch die Ecken und Windungen des Mutterganges der Anflug fremder Keime beeinträchtigt wird. Das Prinzip erinnert gewissermaßen an dasjenige der Petrischalen und der Pasteurkolben.“ Daß es auch wirksam ist, hat Neger wiederholt beobachtet. So erwies sich die radiale Eingangsröhre durch fremde, nicht ambrosiabildende Pilze sehr oft infiziert, „während in der Nähe der Larvenwiegen, also nahe dem Ende der Muttergänge, die Ambrosia in prachtvoller Reinheit zu beobachten war“ (Neger 1909, p. 376). Endlich sorgen die Borkenkäfer noch für den für die Pilze nötigen Sauerstoff, indem sie das Bohrmehl aus den Minen entfernen, was freilich manchmal zur Einschleppung fremder Keime besonders von Hefen in die Ambrosiar. führt. Als häufig vorkommende Verunreinigungen sind auch *Ceratosomella*-Arten zu erwähnen. Was endlich die „Impfung“, die Einschleppung des Pilzes, anlangt, so besorgt diese der Mutterkäfer auch, und zwar nach Schneider-Orelli in der Art, daß das ausfliegende Weibchen den Nährpilz im Darmkanal in Form von Pilzbällen oder von isolierten rundlichen Ambrosiazellen mitnimmt und in den neuen Bohrgängen absetzt. Über die systematische Stellung der von Borkenkäfern gezogenen Ambrosiapilze ist man noch völlig im unklaren. Physiologisch sind sie dadurch interessant und charakterisiert, daß sie Fruchtnester bilden. Diese Beispiele für von Tieren erzielte R. mögen genügen.

Namenregister.

- Agardh 342.
 Allen 311, 315, 318, 349.
 Andreesen 343.
 Artari, A. 308, 316, 317, 325, 329, 330, 342, 343.
 Baccarini 353.
 Bail, Th. 340, 342.
 Bary, A. de, 327, 329, 340, 342, 349, 350.
 Baur, E. 334, 346, 348.
 Béchamp, A. 343.
 Behrens, J. 321.
 Beijerinck, M. W. 308, 313, 314, 316, 317, 323, 324, 325, 329, 334, 344.
 Benecke, W., 305, 321, 324, 334, 351.
 Bernard, Noël. 330.
 Billroth 340, 341, 342.
 Blakeslee 327, 328, 350.
 Blaxall 309.
 Bonnier 314, 329, 330.
 Boresch, K. 308.
 Borzi 342.
 Bouilhac 319.
 Boulanger, M. Em. 327.
 Brefeld, O. 312, 325, 327, 340, 341, 342, 343, 349.
 Brunnthaler 319.
 Buchner, H. 340, 341.
 Burgeff 312, 330, 338.
 Carrel, A. 339.
 Charpentier 318.
 Chodat 319, 342.
 Chudiakow 337.
 Claussen, P. 328.
 Cohn, F. 309, 340, 342.
 Combes 339.
 Constantineanu, J., 314.
 Czapek, Fr. 311.
 Dubois 343.
 Dubrunfaut 325.
 Duggar, B. M. 327, 349.
 Dunbar 340, 342.
 Effront, J. 325, 326.
 Enriquez, Paolo 349.
 Errera 335.
 Eschenhagen 353.
 Etard 319.
 Faber, v. 331, 332, 338, 345.
 Fadyen, M. 309.
 Famintzin 334.
 Fischer 305.
 Flügge 321.
 Frank, Th. 316, 344.
 Fresenius 342, 353.
 Friebes 321.
 Fritsch 330.
 Gaidukov 335.
 Geißler 340.
 Gerneck, R. 344.
 Globig 309.
 Grafe 337, 338, 339.
 Gran 319, 324.
 Grintesco 308, 316, 342.
 Haberlandt, G. 334, 339.
 Hagem 328.
 Hallier, E. 340, 342.
 Hannig, E. 331, 335.
 Hansen, E. Chr. 312, 325, 326, 338.
 Hansgirg, A. 350.
 Hartig, Th. 342.
 Hašek, J. 326.
 Hastings, E. G. 320.
 Hellriegel 323.
 Hensen 351.
 Hiekel, R. 328, 349.
 Hiltner, L. 323, 324.
 Hirschfeld, L. 314.
 Hoffmann, H. 340, 342.
 Höhnelt, v. 353.
 Holtermann 353.
 Hueppe, F. 305, 321, 341.
 Hunger, F. W. 334.
 Itersen, v. 322.
 Iltis, H. 334.
 Jacobson 311, 316.
 Jahn, E. 346.
 Janczewski 330.
 Kammerer 334.
 Karsten, G. 350, 351.
 Karsten, H. 343.
 Klebahn, H. 349.
 Klebs, E. 341.
 Klebs, G. 308, 325, 342, 343, 350.
 Klöcker, A. 326.
 Knischewsky, Olga 327.
 Knop 317, 339.
 Koch, Alfr. 323.
 Koch, R. 305, 310, 312, 321, 325, 341, 342.
 Kofler 348.
 Kohn 311.
 Kolle, W. 321.
 Kossowitsch 317.
 Kossowicz 324.
 Kramer 305.
 Krassilshschik 333.
 Krüger, W. 308, 316, 317, 344.
 Kruis, K. 326.
 Kruse, W. 326.
 Kuckuck, M. 343.
 Kues, W. 326.
 Kürsteiner 324.
 Küster, E. 305, 307, 310, 314, 319, 339, 343.
 Kützing 342.
 Lafar, Fr. 324, 326, 327, 349.
 Lagerheim, v. 353.
 Langhans, H. 349.
 Laurent, E. 325, 328, 349.
 Leduc 343.
 Lehmann, K. B. 305, 321, 344.
 Lieske, R. 324, 328.
 Lindner, P. 312, 325, 326.
 Mac Donald 307.
 Magnus, W. 308.
 Mangold 324.
 Matrchot 316, 319.
 Maximow 339.
 Meinhold 308, 318, 319, 344.
 Merker E. 322.
 Meyen 342.
 Meyer, A. 305, 325.
 Metchnikoff 313.
 Mez, C. 311.
 Miehe, H. 309, 328, 332, 344.
 Migula, W. 305.
 Miquel, P. 309, 311, 318, 322.
 Molisch, H. 309, 310, 311, 318, 322, 324, 327, 329, 335, 345, 346, 348.
 Molliard 316, 319, 336, 337.
 Möller, A. 329.
 Möller, Ad. 352, 353.
 Molz, E. 332.
 Morgenthaler, O. 332.
 Mouton, H. 313.
 Munk 327.
 Müller-Thurgau 324, 326.
 Nadson, G. A. 313, 344, 350, 351.
 Nägeli, C. v. 341, 342.
 Neger 353, 354.
 Nestler, A. 331.
 Nelson 311, 315, 318, 349.

Neumann, R. 305, 321, 344.	Recklingshausen 312, 340.	Stahl, E. 329.	Warming 330.
Noak, K. 309.	Reinelt, J. 346.	Steglich 321.	Wassermann, A. 321.
Nobbe 323.	Reinke 330.	Störmer 321, 323.	Wasielewski, v. Th. 314.
Nocard 312, 313.	Richter, A. 343.	Strasburger 305, 330,	Weber 334.
Nuesch, J. 343.	Richter, Oswald 305, 308, 318, 319, 339, 343.	Stutzer 323.	Weber von Bosse 334.
Oltmanns, Fr. 341.	Robin 349.	Šulc 333.	Wehmer, C. 328, 349.
Omeliński, W. V. 322, 323.	Roux 313.	Ternetz, Ch. 317, 331, 344.	Weyland 331.
Pasteur 340, 354.	Schindler 308.	Thaxter, R. 346.	Wigand, A. 343.
Peklo 331, 333, 334.	Saito 311, 328.	Tischutkin 308.	Wilfarth 323.
Peter, A. 341, 342.	Schimper 352.	Tobler 330.	Winkler 339.
Petrow, G. G. 337.	Schneider-Orelli 354.	Tollens 336.	Winogradsky, J. 308, 313, 322, 323, 324.
Petsch 353.	Schüller, J. 306.	Traube 343.	Witte 335.
Pfeffer, W. 311.	Schneidewind 317, 344.	Treboux, O. 308, 316, 329, 330.	Wolf 324.
Pützer, E. 307.	Schulow 338, 339.	Trotter 353.	Wollenweber 344.
Pierantoni 332.	Schouten, S. 312.	Tubeuf, C. v. 327.	Woltereck 349.
Pinoy 314.	Schwendener, S. 329.	Tulasne, L. R. 340, 343.	Zikes, H. 324, 327, 333.
Portheim, v. 338.	Senn, G. 342.	Vahle 346.	Zopf, W.
Potts 314.	Shibata, K. 324.	Vouk, V. 314.	Zumstein, H. 306, 317, 344.
Präžmovki 323.	Sirodot 341, 342.	Vittadini 325, 341.	
Pringsheim, E. G. 306, 308, 319, 344.	Smith, E. F. 305, 321.	Vuillemin, P. 314.	
Quehl, A. 346, 348.			

Literaturverzeichnis.

Die genauen Titel der Arbeiten der in obigem Namenregister angeführten Autoren, auf die in dem Artikel „Reinkultur“ Bezug genommen wurde, finden sich zum großen Teile in meinen Büchern:

Richter, Oswald, „Die Bedeutung der Reinkultur“, eine Literaturstudie, Berlin, Verl. v. Gebr. Bornträger. 1907. „Die Ernährung der Algen.“ Leipzig 1911. Verl. v. Dr. Werner Klinkhardt.

Hierzu kommen noch:

Allen, E. J., and Nelson, E. W., On the Artificial Culture of Marine Plankton Organismes. Journ. of the Marine Biological Association, Vol. VIII, No. 5. March 1910.

Baccarini, Sopra un curioso cecidio della *Capparis spinosa* Malpighia, Vol. VII. 1893.

Bauer, E., Myxobakterienstudien. Archiv für Protistenkunde, Bd. V, 1904, p. 92.

Benecke, W., Bau und Leben der Bakterien aus „Naturwissenschaft, Technik, Lehre u. Forschung“. 1912. Verl. v. B. G. Teubner.

Bonnier, G., Recherches sur le développement du *Physcia parietina*. C. R. 1888, [CVII]. Recherches sur la synthese des lichens (Ann. science nat. Bot. VII. Ser., 9. Bd., 1889 (1882—88).

Boresch, K., Zur Physiologie der Blaualgenfarbstoffe. Lotos, 1910, Bd. 58, No. 10, p. 344.

- Burgeff*, Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Verl. v. G. Fischer, Jena, 1909.
- Carrel, A.*, Die Kultur der Gewebe außerhalb des Organismus. Berlin. Klin. Wochenschr. 1911, p. 1364. Neue Methoden zum Studium des Weiterlebens von Geweben in vitro. Abderhalden's Handb. d. biochem. Meth. 1912, Bd. 6, p. 519.
- Chudiakow*, zitiert nach *Schulow*.
- Cohn, F.*, Über thermogene Bakterien. B. d. d. b. G., Bd. 11, 1893. Ber. üb. d. Generalvers. S. 66.
- Combes, R.*, Comptes rendus de l'Académie des sciences, 1912, T. 154, p. 891.
- Constantineanu, J.*, Über die Entwicklungsbedingungen der Myxomyceten. Diss. Halle, 1907.
- Czapek, Fr.*, und *Kohn*, Saccharophobie und Saccharophilie bei Bakterien. Festschrift f. Prof. Dr. Hans Chiari. 1906.
- Dubois*, zit. n. *London, E. G.*, Das Radium in der Biologie u. Medizin. Leipzig 1911.
- Dunbar*, Zur Frage der Stellung der Bakterien, Hefen und Schimmelpilze im System. Die Entstehung von Bakterien, Hefen und Schimmelpilzen aus Algenzellen. München u. Berlin, R. Oldenbourg, 1907.
- Effront, J.*, Sur certains conditions chimiques de l'action des levures de bière. C. r. d. l'acad. d. sciences, Bd. 117, p. 559. 1893.
- , Accoutumance des ferments aux antiseptiques et influence de cette accoutumance sur leur travail chimique. Ebenda, Bd. 119, p. 169, 1894.
- Errera, L.*, Sur la limite de petitesse des organismes. Recueil de l'institut botanique Léo Errera (université de Bruxelles), T. VI, 1906, p. 73.
- Faber, F. C. v.*, Das erbliche Zusammenleben von Bakterien und tropischen Pflanzen. Jb. f. w. B., 1912, Bd. 51, 3. H., p. 285.
- Fadyen, M. und Blaxall*, Thermophilie Bacteria. The British Medical Journal, Vol. II, 1894, p. 644.
- Fischer, A.*, Vorlesungen über Bakterien. Jena, Verl. v. G. Fischer, 1903.
- Fresenius*, zitiert nach *Neger*. I.
- Fritsch K.*, Die Flechten als Doppelwesen. Mitt. d. naturw. Vereines f. Steiermark, Ig. 1910. Bd. 48, p. 307.
- Gaidukov, N.*, Über die ultramikroskopische Untersuchung der Bakterien und über die Ultramikroorganismen. C. f. Bakt. u. Par., II. Abt., Bd. 16, 1906, p. 669.
- , Über die Anwendung des Ultramikroskops nach Siedentopf zur Untersuchung lebender Objekte. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1906, p. 257.
- Globig*, Über Bakterienwachstum bei 50° bis 70°. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 3, 1887, p. 294.
- Grafe, V.*, Untersuchungen über die Aufnahme von stickstoffhaltigen, organischen Substanzen durch die Wurzel von Phanerogamen bei Ausschuß der Kohlensäure. Sitzb. d. kaiserl. Akad. d. W. in Wien, math.-naturw. Kl. Bd. CXVIII. Abt. I, Juli 1909, p. [1135], 1.
- , Das Sterilisieren lebender Pflanzen. Handb. d. biochemischen Arbeitsmethoden. V. Prof. D. E. Abderhalden, 1912, p. 139.
- Haberlandt, G.*, Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzb. d. k. Akad. d. W. Wien., math.-naturw. Kl. 1902., 111 Bd., Abt. I, p. 23.
- , Bau und Bedeutung der Chlorophyllzellen von *Convoluta Roscoffensis* in v. Graff, Die Organisation der *Turbellaria asoela*. Leipzig 1891.
- Hagem, O.*, Untersuchungen über Norwegische Mucorineen. I. u. II. Christiania. Verl. v. Jacob Dybwad 1908—10.
- Hannig, E.*, Über pilzfrees *Lolium temulentum*. Bot. Zeitg. 1907, H. II, p. 25.
- Hensen, V.*, und *Apstein, C.*, Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischer-Vereins. Über die Eimenge der im Winter laichenden Fische. Kap. VI. Wissensch. Meeresunters., Neue Folge II, Kiel u. Leipzig 1897, p. 79.

- Hirschfeld, L.**, s. **Wasielewski, Th. v.**
- Höhnelt, F. v.**, Fragmente zur Mykologie. Mitt. V. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. CXVII, Abt. 1. 1908.
- Holtermann**, Pilzbauende Termiten. (Schwendener's Festschrift 1899.)
- Itis, H.**, zitiert nach einer privaten Mitteilung.
- Kammerer, P.**, Symbiose zwischen *Oedogonium undulatum* mit Wasserjungferlarven. Wiesner-Festschrift, 1908.
- Knieschewsky, Olga**, „Tagesringe bei *Penicillium luteum*. Ber. d. d. b. Ges. 1908, Bd. XXVIa, H. 9, p. 649.
- Kohn, Ed.**, Zur Biologie der Wasserbakterien. Zentrbl. f. B. u. P., 1906, II. Abt., Bd. 16, p. 690, 717. Weitere Beobachtungen über saccharophobe Bakterien. Ebenda II, Bd. XVII, 1906, p. 446.
- Kossowicz, A.**, Einführung in die Agrikulturmykologie. 1. Bodenbakteriologie. Verl. v. Gebr. Bornträger, Berlin 1912.
- Kramer, E.**, Die Bakteriologie I u. II. Wien, C. Gerold's Sohn, 1890/2.
- Krassiltschik, zit. nach Peklo**, 1912 b.
- Kuckuck, M.**, Die Lösung des Problems der Urzeugung. Leipzig, Verlag v. J. A. Barth, 1907.
- Kürsteiner, J.**, Untersuchungen über Anaerobiose mit Anwendung der Leucht-bakterienmethode als Kontrollmittel für das Fehlen des Sauerstoffs. Schweizerische wiss. Nachr., 1. Jg. 1907, p. 17.
- Lagerheim**, Über *Lasius fuliginosus* und seine Pilzzucht. Entomologisk tidskrift 1900.
- Langhans, V.**, Über experimentelle Untersuchungen zur Frage der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Vhdl. d. Deutschen Zoolog. Gesellsch. 1909, Bd. XIX, p. 281.
- Leduc, St.**, Das Leben in seinem physikalisch-chemischen Zusammenhang. Übersetzt von A. Gradewitz. Halle a. S. 1912. Verl. v. L. Hofstetter.
- Lieske, R.**, Beiträge zur Kenntnis der Physiologie von *Spirophyllum ferrugineum*, einem typischen Eisenbakterium. Jb. f. w. Bot., Bd. 49, 1911, p. 91.
- , Untersuchungen über die Physiologie eisenspeichernder Hyphomyceten. Jb. f. w. B., 1911, Bd. 50, p. 328.
- Lindner, P.**, Atlas der mikroskopischen Grundlagen der Gärungskunde. Berlin, Verlag v. P. Parey, 1903.
- Magnus W.**, und **Schindler, B.**, Über den Einfluß der Nährsalze auf die Färbung der Oszillarien. B. d. d. b. G. 30. Jahrg., H. 6, 1912, p. 314.
- Mangold, E.**, Die Produktion von Licht. In: Winterstein, Handb. d. vergl. Physiologie, Bd. III, 2. Hälfte, p. 263.
- Maximow**, Experimentelle Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe. Supplementheft d. Beitr. z. path. Anat. usw., Jena 1902.
- Meinhold, Th.**, Beiträge zur Physiologie der Diatomeen. Inaug.-Diss. Halle a. S. 1911. Sp. a. d. Beitr. z. Biol. d. Pfl., 1911, Bd. 10, p. 7.
- Merker, E.**, Parasitische Bakterien auf Blättern von *Elaeagnus*. Zentralbl. f. Bakt. u. Physiol., II. Abt., Bd. 31, 1911, p. 578.
- Miehe, H.**, Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik des Tuberkelbacillus. Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankheiten, Bd. 62, 1908, p. 131.
- , Über die Bakterienknoten in Blättern. Chemiker-Zeitung, 1912, No. 115, p. 1110.
- Miquel**, Bulletin de la statistique municipale de la ville de Paris, December 1879.
- Molisch, H.**, Über Ultramikroorganismen. Bot. Zeitg., 1908, H. VII, p. 131. Über einige angeblich leuchtende Pilze. Wiesner-Festschrift 1908, p. 19. „Äroplankton“. Mitt. d. naturw. Ver. a. d. Univers. Wien. X. Jahrg. 1912, No. 1, p. 8. Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie. Jena. Verlag v. G. Fischer. 2. Aufl., 1912.

- Möller, Ad.**, Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Jena 1893.
- , Über die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. (Diss. Münster i. W., 1887.)
- Molliard Marin, M.**, Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs. Étude d'anatomie expérimentale. Revue générale de Botaniques. Bd. 19, 1907, p. 241, 329, 357.
- , Cultures saprophytiques de *Cuscuta monogyna*. C. R. Ac. Sc. Paris 1908, Bd. 147, p. 685.
- Molz, E.** und **Morgenthaler, O.**, Die *Sporotrichum*-Knospenfäule, eine für Deutschland neue Nelkenkrankheit (zugleich ein Fall von Symbiose). Ber. d. d. bot. Ges., Dez. 1912, H. 9, p. 654.
- Munk, M.**, Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. C. f. B. u. P., II. Abt., Bd. 32, 1912, No. 13/19.
- Müller-Thurgau, H.**, Über neuere Erfahrungen bei Anwendung der Reinhefen in der Weinbereitung. Vortrag b. Geleg. d. 14. deutschen Weinbaukongresses in Neustadt a. H. Mainz 1896. Zabern's Druckerei.
- , Bakterienblasen. C. f. B. u. P. II. Abt., Bd. XX, 1908, No. 12, 14, 15/17.
- , Die Herstellung unvergorener und alkoholfreier Obst- und Traubenweine. Frauenfeld 1896. Verl. v. J. Huber.
- Neger, F. W.**, Ambrosiapilze I u. II. Ber. d. d. bot. Ges., Jahrg. 1908, Bd. 26 a, p. 735; Jahrg. 1909, Bd. 27, p. 372.
- Nestler, A.**, Zur Kenntnis der Symbiose eines Pilzes mit dem Taumellolch. Sitzb. d. k. Ak. d. W. Wien math.-naturw. Kl. Bd. CXIII, Abt. I, Okt. 1904, p. 529.
- Noack, Kurt**, Beiträge zur Biologie der thermophilen Organismen. Jb. f. w. B. 1912. Bd. 51, H. 5, p. 593.
- Noël, Bernard**, L'évolution dans la symbiose. Les orchidées et leurs champignons commensaux. Ann. scienc. nat. Botanique. ser. 9, 1909.
- Peklo, J.**, Die pflanzlichen Aktinomykosen. Zentralbl. f. Bakt. u. Physiol., Abt. II, 1910, p. 1. Beiträge zur Lösung des Mykorrhizaproblems. B. d. D. b. G. Bd. 27, Jg. 1909, H. 5, p. 239.
- , a) Die Assimilation des Luftstickstoffs in Schwarzwäldern. Biologische Blätter. 1912. Tschechisch zitiert in b) Über symbiotische Bakterien der Aphiden. Vorl. Mitt. B. d. d. b. G. Jahrg. 1912, 30. Jahrg., H. 7, p. 416.
- Petrow**, zitiert nach **Schulow**.
- Petsch**, The fungi of certain termite nests. Annals Royal Bot. Gard. Paradenza, Vol. III, pt. II, 1906.
- Pierautoni**, zit. nach **Peklo**, 1912 b).
- Pinoy**, Nécessité d'une symbiose microbienne pour obtenir la culture des Myxomycètes. Bull. de la Soc. Mycologique de France. T. 137, 1903.
- , Role des bactéries dans le développement de certains Mycomycètes. Annales de l'institut Pasteur, 1907, Bd. 21, p. 622.
- Potts**, Zur Physiologie des *Dictyostelium mucoroides*. Flora, Bd. XCI, 1902.
- Pringsheim, E. H.**, Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. I. Mitt. Beitr. z. Biologie d. Pfl. 1912, p. 305. II. u. III. Mitt. ebenda 1913, p. 1, 49.
- Quehl, A.**, Untersuchungen über die Myxobakterien. Zeitschr. f. B. u. P., II. Abt., 16. Bd., 1906, p. 9.
- Richter, Oswald**, Kultur, Reinzucht, Fixierung und Färbung von Bakterien. Österr. Monatsschrift f. d. grundlegenden naturw. Unterr. 1912, Jahrg. VIII, H. 10—12. Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von *Narkotika*. Lotos, 1908. Bd. 56, p. 106. Referat über **Th. v. Wasielewski** und **L. Hirschfeld**, Untersuchungen über Kulturamöben. Zeitschr. f. Bot. 1911.
- Saito, K.**, Eine neue Art der „Chinesischen Hefe“. C. f. B. u. P. II. Abt. Bd. 13, 1904, No. 5/7, p. 153.
- , Mikrobiologische Studien über die Zubereitung des Balatenbranntweins auf der Insel Hachijo (Japan). Ebenda. Bd. 18, 1907, No. 1/3, p. 30.

- Saito, K.**, Untersuchungen über die atmosphärischen Pilzkeime (I. Mitt.). Journal of the science College, Imperial University Tokyo, Japan. Vol. XVIII, Art. 5, 1904, p. 1, II. Mitt. Ebenda, 1908, Vol. XXIII. Art. 15, p. 1.
- Schimper, Fr.**, Pflanzengeographie. Jena. Verl. v. G. Fischer.
- Schindler, B.**, s. **Magnus, W.**
- Schneider-Orelli**, Über die Symbiose eines einheimischen pilzzüchtenden Borkenkäfers (*Xyleborus dispar* F.) mit seinem Nährpilze. Vortr. d. bot. Sektion in Wädenswil; vgl. Kosmos 1913, H. 1, p. 31.
- Schüller, J.**, Über die Ernährungsbedingungen einiger Flagellaten des Meerwassers. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel N. F. 1910, Bd. 11, p. 347.
- Schulow, Iv.**, Zur Methodik steriler Kulturen höherer Pflanzen (Vorl. Mitt.) Ber. d. d. b. Ges., 1911, 29. Jahrg, p. 504.
- Shibata, K.**, Untersuchungen über lockere Bindung von Sauerstoff in gewissen farbstoffbildenden Bakterien und Pilzen. Jb. f. w. B., Bd. 51, 1912, p. 179.
- Šulc**, zit. nach **Peklo** 1912b.
- Ternetz, Charlotte**, Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs durch einen torfbewohnenden Pilz. (Vorl. Mitt.) Ber. d. d. b. Ges. 1904, Bd. 22, p. 267.
- , Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Englena gracilis* Klebs. Jb. f. w. B., Bd. 51, 1912, p. 435.
- Tobler, F.**, Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. d. d. bot. Ges. Jahrg. 1909, Bd. 27, H. 7, p. 421.
- , Zur Ernährungsphysiologie der Flechten. Ber. d. d. bot. Ges., 1911, Bd. 29, H. 1, p. 3.
- Treboux, O.**, Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in bezug auf die Flechtensymbiose. Ber. d. d. bot. Ges. 1912, Bd. 30, H. 2, p. 69.
- Trotter**, Entomocidii della flora italica. Nuovo giorn. bot. ital., nuova serie, Vol. VIII. 1900.
- Vahle, C.**, Vergleichende Untersuchungen über die Myxobakterien und Bakteriaceen. Zentralbl. f. B. u. P. II. Abt. 1909, Bd. 25, p. 178.
- Vouk, V.**, Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. I. Sitzb. d. kaiserl. Akad. d. W. Wien. Math. naturw. Kl. Bd. CXIX, Abt. I, Okt. 1910, p. [853] 1.
- , Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. II. Teil. Studien über die Protoplasmaströmung. 88. Bd. d. Denkschriften d. math.-naturw. Kl. d. k. Akad. d. W. in Wien. 1912, p. 1.
- Vuillemin, P.**, Une Acrasiée bactériophage. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 187. 1903, p. 387. Inst. bot. H. 32. Jahrg., 1904, p. 75.
- Wasielewsky, Th. v.**, und **Hirschfeld, L.**, Untersuchungen über Kulturamöben. Abh. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1910, 1. Abhandl.
- Weyland, H.**, Zur Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. Jb. f. w. B., Bd. 51, H. 1, 1912, p. 1.
- Winkler, H.**, Referat über **G. Haberlandt**, Kulturversuche usw. Bot. Ztg. 60 Jahrg., 1902, II. Abt., p. 262.
- Wolf, Fr.**, Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen von *Bacillus prodigiosus* und anderen Schizophyten. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 2, H. 2, 1909, p. 90.
- Wollenweber, W.**, Untersuchungen über die Algengattung *Haematococcus*. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. 26, 1908, Festschrift, p. 238.
- Woltereck**, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung usw. bei Daphniden. Verh. d. D. zool. Ges. 1909.
- Zikes, H.**, Über eine den Luftstickstoff assimilierende Hefe: *Torula Wiesneri*. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, math. naturw. kl, Bd. CXVIII, Abt. 1, Juli 1909, p. [1091] 1.
- , Über eine Struktur in der Zellhaut mancher Schleimhefen. C. f. B. P. u. Inf., II. Abt., Bd. 30, 1911, H. 25, p. 625.

Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage.

Von

J. P. Lotsy.

Erster Teil.

Tatsachen.

I. Der Speciesbegriff.

Ganz eigentümlich berührt es den Deszendenzforscher, immer wieder zu erfahren, daß trotz der vielen Deszendenzbetrachtungen die Kardinalfrage: „Was ist eine Species?“ fast immer vermieden wurde.

Wenn irgendwo, so würde man gewiß bei dem Autor des „Origin of Species“ erwarten, eine Definition des Begriffes „Species“ zu finden und man wundert sich schon ganz am Anfange ¹⁾ folgende Äußerung Darwin's anzutreffen:

„Nor shall I here discuss the various definitions which have been given of the term species. No one definition has satisfied all naturalists, yet every naturalist knows vaguely what he means when he speaks of a species.“

„Generally the term includes the unknown element of a distinct act of creation. The term variety is almost equally difficult to define, but here community of descent is almost universally implied, though it can rarely be proved.“

¹⁾ Origin of Species. Murray-Ausgabe, 49th thousand, p. 30.

Dennoch schwindet unser erstes Erstaunen und lernen wir das Fehlen einer Definition des Speciesbegriffes bald als selbstverständlich betrachten, wenn wir etwas weiter eindringen in die Weise, in welcher sich der Speciesbegriff nach und nach gebildet hat.

Ich glaube nicht fehl zu greifen, wenn ich sage, daß man stets dasjenige, was man zurzeit als die kleinste systematische Art betrachtete, mit dem Namen Species belegt hat.

So wird der Begriff, trotz fehlender Definition, je besser sich das Unterscheidungsvermögen entwickelte, mehr und mehr eingeschränkt.

Zunächst unterschied man nur zwei „Arten“ von Gewächsen: Kräuter und Holzgewächse.

Nachdem man besser auf Unterschiede zu achten gelernt hatte, wurden etwa den jetzigen Gattungen entsprechende Organismengruppen mit dem Namen „Species“ angedeutet und angenommen, daß diese Arten die eigentlichen Einheiten im großen Reiche der Lebewesen darstellten, d. h. daß sie, der damaligen Weltanschauung entsprechend, von der Gottheit geschaffen waren.

Man könnte diese Species Tournefort'sche Arten nennen, denn wenn sich auch der Begriff selbstverständlich allmählich entwickelt hat, so legte doch Tournefort das Hauptgewicht auf diese Organismengruppen, welche wir jetzt Genera nennen.

Zwar kannten auch Tournefort und andere damalige Forscher wohl das, was wir jetzt Arten nennen, aber diese betrachtete man, wohl weil es an Beobachtungsgabe zur Trennung derselben fehlte, als unwesentliche¹⁾, durch verschiedene äußere Bedingungen verursachte Modifikationen der Tournefort'schen Arten.

Mit anderen Worten: je nachdem eine Tournefort'sche Art sich unter verschiedenen Bedingungen entwickelte, nahm sie die Gestalt einer Linnéanischen Art, wenn auch diese Bezeichnung selbstverständlich noch fehlte, an.

So waren also z. B. *Scrophularia nodosa*, *aquatica*, *Neesii* usw. bloß Standortsmodifikationen der von der Gottheit geschaffenen Tournefort'schen Art: *Scrophularia*.

Auch Linnaeus teilte anfänglich diese Meinung; bald aber schärfte sich seine Beobachtungsgabe und zerlegte er die Tournefort'schen Arten in kleinere Einheiten, welche er jetzt Arten nannte und als die von der Gottheit geschaffenen Einheiten betrachtete, während er die Tournefort'schen Arten jetzt Genera nannte und also mehrere Linné'sche Arten zu einem Genus vereinigte.

Das Genus, für Tournefort eine Realität, wurde also für Linnaeus etwas Abstraktes, eine mit menschlichen Fehlschlüssen

¹⁾ Tournefort gibt sogar keine Diagnosen derselben.

behaftete mehr oder weniger willkürliche Zusammenfassung mehrerer echter Arten, d. h. von der Gottheit geschaffenen Einheiten.

Ganz klar druckt Linnaeus diese Realität seines Artbegriffes unter dem Einfluß der damals üblichen Weltanschauungen aus, indem er seine Arten folgendermaßen definiert:

„Species tot sunt, quot diversas formas ab initio produxit Infinitum Ens“ [Class. Plant. 1738].

Bald mußte aber auch er einsehen, daß seine Arten nicht ganz starr waren, daß sie so gut wie die Tournefort'schen Arten dem Einfluß äußerer Bedingungen ausgesetzt, sich modifizierten oder in seiner Ausdrucksweise variierten¹⁾, und so änderte er seine Definition in seiner 1751 erschienenen *Philosophia botanica* etwas und sagt:

„Species tot numeramus, quot diversae formae in principio sunt creatae.“

Diese Modifikationen der geschaffenen Arten nannte er *varietates minores*¹⁾, prinzipiellen Wert hatten sie für ihn, der in seinen Arten die von der Gottheit geschaffenen Einheiten erblickte, selbstverständlich nicht¹⁾; sie waren ihm, da sie die Unterscheidung und leichte Trennung seiner Arten erschwerten, sogar herzlich zuwider, vielleicht auch weil sie für ihn eine sozusagen disrespektierliche Abänderung der vollkommenen von der Gottheit geschaffenen Einheiten waren, und so fertigte er sie ab mit dem voll „dédain“ gegebenen Machtpruch: „*Varietates minores non curat Botanicus.*“

So wie nach Tournefort Linnaeus mit geschärfter Beobachtungsgabe kam, kam nach Linnaeus der schärfer wie dieser blickende Jordan, und so wie Linnaeus die Tournefort'schen Arten in kleinere Einheiten zerlegte, so zerlegte Jordan die Linné'schen Arten in kleinere Einheiten, welche er nun „de son tour“ als die von Gott geschaffenen Einheiten betrachtete und also Arten nannte.

Es sind dies die Jordan'schen Arten, *petites espèces*, *Subspecies* oder *Elementararten*, alles Ausdrücke für denselben Begriff.

Und so wie nun Linnaeus die Tournefort'schen Arten als *Genera* betrachtet, sie also zu höherem Rang erhebt, so betrachtet Jordan die Linné'schen Arten als *Genera*²⁾: „les types linnéennes, qui sont en quelque sorte des genres d'un ordre inférieur, und S. 4 sagt er von seinen eigenen Arten:

„Mais il reste la question de savoir si ces formes secondaires distinctes, permanentes, héréditaires, irréductibles entre elles, ne

¹⁾ Von ihnen sagt er *Philos. botanica*, p. 100: *Varietas est planta mutata a causa accidentali: Climate, solo, calore, ventis etc.*

²⁾ Jordan, *Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des Espèces végétales affines etc.* Lyon Imprimerie Bitrat aîné 1873, p. 8.

seraient pas au contraire les seules et légitimes espèces, tandis que les types établis arbitrairement par Linné ou par ses sectateurs ne seraient autres choses que des espèces purement idéales ou factices, n'ayant existence réelle nulle part, devant être considérées comme un assemblage de formes spécifiques et pourant constituer ultérieurement des sous-genres ou des genres, dans une classification nouvelle et plus scientifique.“

Wie man sieht, sobald ein Autor zu dem durchgedrungen war, was er als die systematischen Einheiten betrachtete, nannte er diese Einheiten Arten oder Species.

Kein Wunder also, daß bei so verschiedener Beobachtungsgabe die Definition einer Species wechseln mußte und, wie Darwin sagte:

„No one definition has satisfied all naturalists.“

Alle Forscher, welche geglaubt haben bis zu den von Gott geschaffenen Einheiten durchgedrungen zu sein, Tournefort, Linnaeus, sowohl wie Jordan, müßten diese ihre Arten für konstant halten, und die Modifikationen, welche sie durch äußere Bedingungen unterworfen waren, für unwesentlich halten.

Das sagt Linnaeus mit seinem „Varietates minores non curat Botanicus“, das sagt Jordan l. c. p. 14, wenn er von seinen Arten sagt:

„Je crois qu'elles doivent être regardées comme des espèces, et même comme les seules vraies espèces, parceque je crois à l'espèce, comme l'humanité entière y a toujours cru, comme les savants de tous les temps et de tous les pays y ont cru jusqu'à Lamarck, inventeur de la théorie du transformisme, qui a été restaurée et réduite en formules, de nos jours, par Darwin et par ses sectateurs. Partout et toujours, jusqu'à ces modernes théoriciens, on a cru à la diversité originelle des types spécifiques et on a pris pour critérium de la distinction des espèces, l'hérédité et l'invariabilité des caractères qui les font reconnaître. or, nier l'hérédité et la permanence d'une foule d'espèces affines, c'est nier des faits évidents et palpables, rejeter le critérium de la permanence héréditaire, c'est s'ôter complètement la possibilité d'établir des distinctions solides, c'est tout réduire à de simples hypothèses, à l'arbitraire, à la fantaisie des appréciations individuelles, c'est en un mot donner pour fondement à la science le scepticisme: ce qui revient à la détruire.“

Wie man sieht waren Tournefort, Linnaeus und Jordan im Grunde einig: Ihr Streben war, die geschaffenen permanenten Einheiten der lebenden Natur zu finden; jeder glaubte sie gefunden zu haben und nannte dann diese Einheiten Arten oder Species.

Alle wußten, daß ihre Arten unter den Einfluß äußerer Bedingungen abänderten, modifiziert wurden, in einem Worte variierten oder variabel

waren, aber alle sind darin einig, daß diese Variabilität unwesentlich ist, daß eben das wesentliche, das spezifische der Art ihre Konstanz ist. Variabilität kannten sie, aber sozusagen nur eine Art (englisch: kind) von Variabilität: unwesentliche Variabilität.

Das wurde mit Darwin anders; weit davon entfernt die Variabilität für im ganzen unwesentlich zu halten, meinte er, daß sie wenigstens z. T. sehr wesentlich war, und wurde sie ihm zur Handhabe um an den Konstanzbegriff der Art zu rütteln.

II. Der Varietätsbegriff.

Vor Darwin kannte man, wie gesagt, nur unwesentliche Variabilität. Von Darwin's Auffassungen kann man fast das entgegengesetzte sagen; er hielt fast alle Variabilität für wesentlich, d. h. die Varietäten für mehr oder weniger vererbare Abänderungen, ja den großen Wert, den er der Variabilität zulegt, geht genügend daraus hervor, daß er von Varietäten fortwährend spricht wie von „incipient species“.

Daß Darwin, trotzdem er recht gut verschiedene Formen von Variabilität unterschied, dennoch fast jede Varietät für mehr oder weniger erblich, also für wesentlich hielt, geht klar aus folgenden Worten ¹⁾ hervor:

„If strange and rare deviations of structure are really inherited, less strange and commoner deviations may be freely admitted to be inheritable. Perhaps the correct way of viewing the whole subject would be, to look at the inheritance of every character whatever as the rule, and non-inheritance as the anomaly.“

Wir können also, wie ich glaube, Linnaeus und Jordan als typische Vertreter der Unwesentlichkeit der Variabilität, Darwin als Verkündiger der Wesentlichkeit der Variabilität gegenüberstellen.

Seine Varietäten sind, wie deren Bezeichnung als „werdende Arten“ klar zeigt, von geringerem Rang wie „Arten“, eine Definition des Varietätsbegriffs gibt aber auch Darwin nicht.

Das hat zumal de Vries versucht.

Zunächst versuchte er unter Würdigung der Arbeiten Quetelets, Galton's u. a. zwischen unwesentlicher und wesentlicher Variabilität zu unterscheiden, d. h. er schied aus dem Begriffe Variabilität die nicht vererbaren Abänderungen, welche wir jetzt Modifikationen nennen, aus.

¹⁾ Origin of Species. Murray-Ausgabe, 49th thousand, p. 9.

So vermittelt er zwischen Linnaeus und Jordan einerseits und Darwin andererseits, indem er zwischen falschen (Fluktuationen, Modifikationen) und echten Varietäten unterscheidet.

Jetzt heißt es für ihn, diese letzteren zu definieren, was er mit großem Scharfsinn versucht. Dabei konnte er von seit Darwin erworbenen Kenntnissen Gebrauch machen, und zwar von der experimentell, zuerst von Mendel nachgewiesenen, von Correns, Tschermak und de Vries gleichzeitig wiederentdeckten und weiter ausgearbeiteten Tatsache, daß sogar die Jordan'sche Art, ja sogar das Individuum sich nicht als Einheit vererbt, sondern als ein Anlagekomplex zu betrachten ist, dessen Anlagen bei der Fortpflanzung in so lockerem Verbande geraten, daß Neukombinationen möglich sind.

Auf dieser Tatsache, auf der relativen Unabhängigkeit der Anlagen oder Genen, aus welchen ein Lebewesen besteht, fußt de Vries mit Recht seine Definition von Art und Varietät. Nach ihm sollte¹⁾:

„Jede Form, welche durch Neubildung einer inneren Anlage entstanden ist, somit als Art, jede andere, welche ihre Eigentümlichkeit nur einer Umprägung einer bereits vorhandenen Anlage verdankt, als Varietät aufgefaßt werden.“

Dann fährt er fort:

„Oder wie wir es bereits im ersten Bande (S. 455, 460 usw.) ausgesprochen haben: die Entstehung neuer Eigenschaften führt zu progressiver Artbildung, während ohne die Bildung solcher die echten, abgeleiteten Varietäten durch retrogressive und degressive Mutationen entstehen.“ „Nur in dieser Weise läßt sich, sagt de Vries, meiner Ansicht nach das Prinzip völlig scharf und klar aufstellen.“

Er gibt aber zu, daß man mit dieser Definition noch nicht praktisch zwischen Arten und Varietäten unterscheiden kann, aber glaubt auch ein Mittel angeben zu können zur praktischen Unterscheidung zwischen Arten und Varietäten, indem er den Grundsatz aufstellt (ibid. p. 644),

„daß Formen, welche bei gegenseitigen Kreuzungen in allen²⁾ Merkmalen den Mendel'schen Gesetzen folgen, als Varietäten derselben Art aufzufassen sind“

„und, sagt er, diese Form unseres Satzes erlaubt offenbar überall dort eine unmittelbare Anwendung, wo eine experimentelle Prüfung sich ausführen läßt“.

¹⁾ de Vries, Mutationstheorie, Bd. II, S. 644.

²⁾ Diese Forderung ist natürlich unmöglich, man kann eben nur dann das Verhalten eines Merkmals erforschen, wenn man über eine „Varietät“ verfügt, dem das zu erforschende Merkmal fehlt. De Vries gibt denn auch die Berechtigung von Analogieschlüssen zu.

Es hat sich aber durch Baur's und meine Kreuzungen unzweifelhafter *Antirrhinum*-Arten, welche sogar verschiedenen Linné'schen Arten angehören, gezeigt, daß diese gerade so gut spalten, wie Bastarde zwischen in mehreren Merkmalen verschiedenen Varietäten und so fällt der von de Vries ausgesprochene Unterschied zwischen Arten und Varietäten weg, denn wenn man kein Mittel hat, um praktisch zwischen Verlustmutationen alias de Vries' echten Varietäten und seine Arten zu unterscheiden, ist der Unterschied ganz hypothetischer Natur, ja es fragt sich m. E., ob es überhaupt wohl Verlustmutationen gibt und ob nicht auch diese als Spaltungsprodukte von nur in einem Merkmal noch heterozygoten Kombinationen zu betrachten sind. M. E. können wir nur sagen, daß alle Variabilität unwesentlich, d. h. Modifikation ist, und daß die einmal gebildete Art konstant ist.

Darin stimme ich Jordan völlig bei.

Es fragt sich nur noch, ob es noch kleinere Einheiten, wie Jordan'sche Arten gibt. Das hängt einfach davon ab, wie man Jordan'sche Arten definiert; ganz gut möglich ist es, daß eine auf dem ersten Blick reine Jordan'sche Art, bei sorgfältiger Kultur, wie sie zumal Johannsen durchgeführt hat sich als ein Gemisch mehrerer schwer zu unterscheidenden Arten oder Genotypen, wie sie Johannsen nennt, entpuppt. Ob man nun in dem Falle sagt, es kann eine Jordan'sche Art noch aus mehreren Genotypen bestehen, oder ob man sagt unsere nähere Untersuchung hat gezeigt, daß diese Genotypen erst die wirkliche Jordan'sche Arten sind, ist Geschmacksache.

M. E. tun wir am besten die wirklichen Einheiten des Systems d. h. die reine homozygote Verbindungen vor wie nach mit dem Namen Art anzudeuten, und dann können wir sagen, daß zu einer Art alle homozygote Individuen, welche aus denselben Anlagenkomplexen bestehen, gehören, oder daß alle identischen Genotypen zusammen eine Art bilden.

Und praktisch:

Alle bei Aussaat sich, bei Anwendung der besten Beobachtungs- und Messungsmethoden in einem Worte der Johannsen'schen Methode, konstant erweisende Formen sind Arten.

So stehe ich also auf dem alten Standpunkte der Konstanz der Art, und glaube, daß Darwin sich irrte, als er diese Konstanz angriff; dagegen griff er mit vollem Rechte den Fehlschluß an, den auch Jordan noch beging, daß nämlich die Arten von der Gottheit ab initio creatae sunt, und es bleibt der unwandelbare Verdienst Darwin's daß er die Entstehung der Arten statt übernatürlichen natürlichen Vorgängen zugeschrieben hat und eins für allemal die Auffassung zur Geltung gebracht hat, daß die jetzt lebenden Arten

aus früher bereits vorhandenen anderen Arten hervorgegangen sind, wenn auch m. E. dieses Hervorgehen in anderer Weise geschah, wie er damals meinte.

Zweiter Teil.

Theoretisches.

I. Der Ursprung der Arten nach Darwin.

Darwin meint, daß zwischen Varietäten geringe, zwischen Arten größere Verschiedenheiten bestehen und sagt ¹⁾:

„The differences between natural varieties are slight whereas the differences are considerable between the species of the same genus and great between the species of distinct genera.“

Dann fragt er:

„How do these lesser differences become augmented into the greater difference? How do varieties or as I have called them incipient species become converted into true and well-defined species?“

Und sagt dann:

„This problem of the conversion of varieties into species . . . has been briefly treated in my „Origin of species“. It was there shown that all organic beings, without exception, tend to increase at so high a ratio, that no district, no station, not even the whole surface of the land or the whole ocean would hold the progeny of a single pair after a certain number of generations. The inevitable result is an ever-recurrent struggle for existence. Das führt zu einer Auswahl der am besten zugerüsteten Varietäten: „This preservation during the battle for life, of varieties which possess any advantage in structure, constitution or instinct. I have called Natural Selection . . . It ²⁾ leads to the improvement of each creature in relation to its organic and inorganic conditions of life and consequently in most cases, to what must be regarded as an advance in organisation.“

Er weist dann daraufhin, daß die Naturwahl Divergenz verursacht (ibid. p. 96):

„Natural Selection also leads to Divergence of character; for the more organic beings diverge in structure, habits and con-

¹⁾ Animals and Plants under domestication. Edition Murray, 8th thousand, p. 5.

²⁾ Origin of Species, p. 96.

stitution by so much the more can a large number be supported on the area of which we see proof by looking to the inhabitants of any small spot, and to the productions naturalised in foreign lands. Therefore, during the modification of the descendants of any one species, and during the incessant struggle of all species to increase in numbers, the more diversified the descendants become, the better will be their chance of success in the battle for life.

Thus the small differences distinguishing varieties of the same species steadily tend to increase, till they equal the greater differences between species of the same genus or even of distinct genera.“

Darwin meinte also, daß eine Varietät ganz langsam, durch Auswahl kleiner Abweichungen, sozusagen zu der Dignität einer Species hinaufgeführt wurde.

Daß er die Langsamkeit des Vorganges für wesentlich hielt, geht klar aus demjenigen Satze ¹⁾ hervor, in welchem er sagt, wodurch seine Auffassungsweise gestürzt werden könnte:

„If numerous species belonging to the same genera or families have really started into life at once, the fact would be fatal to the theory of evolution through natural selection. For the development by this means of a group of forms, all of which are descended from some one progenitor must have been an exceedingly slow process, and the progenitors must have lived long before their modified descendants.“

Daß Darwin's Auffassung der Varietäten als incipient Species nicht gelten kann, folgt schon aus der Tatsache, daß es keinen Unterschied zwischen Varietäten und Arten gibt und auch die von Darwin verlangte Probe ist gebracht.

Es zeigt sich bei der Kreuzung von *Antirrhinum*-Arten, daß „at once“ zahlreiche Formen „start into life“ und daß manche von diesen bereits innerhalb zwei bis drei Jahre nach der Kreuzung konstant sind, d. h. also zu neuen Arten geworden sind, und daß es also nicht richtig ist, daß „the progenitors must have lived long before their modified descendants“.

Wenn ich auch daraus den Schluß für berechtigt halte, daß Darwin's Auffassungen über die Weise der Artbildung nicht richtig waren, so tut das seinem Verdienst nicht den geringsten Abbruch, denn erstens hat es wohl nie eine Theorie gegeben, welche besser den damaligen Kenntnissen entsprach, wie die Darwin'sche, zweitens ist der Ausdruck „Verdienst“ überhaupt Unsinn, sind wir doch bloße

¹⁾ Origin of Species. Murray-Ausgabe, 49th thousand, p. 264/65.

Resultate unserer genotypischen Zusammensetzung und drittens hat, wenn man den Ausdruck Verdienst trotzdem verwenden will, nicht der den größten Verdienst, der zufällig ¹⁾ Recht gehabt hat, sondern der, der durch seine Arbeit neue Wege zur Erkenntnis geöffnet hat, und das hat zweifellos Darwin getan als er das Evolutionsproblem aus dem unkontrollierbarem Gebiete der Metaphysik auf das kontrollierbare der natürlichen Vorgänge überbrachte.

II. Der Ursprung der Arten nach de Vries.

Nach de Vries sind die Arten lange Perioden hindurch konstant.

Dann folgt eine Periode, von ihm die Prämutationsperiode genannt, während welcher die Bildung einer neuen Art dadurch eingeleitet wird, daß die alte Art eine neue Anlage bildet.

Dann erst kommt die Mutationsperiode, d. h. die Periode, in welcher die, von der neuen Anlage bedingte, Mutation d. h. die neue Art fix und fertig in die Welt gesetzt wird.

Arten entstehen also stufenweise durch jedesmalige Hinzufügung einer während der Prämutationsperiode ausgebildeten neuen Anlage zu den bei der Stammart bereits vorhandenen.

De Vries ist fest überzeugt, daß jedes Mal nur eine neue Anlage zu den bereits vorhandenen hinzugefügt wird, ja so sehr, daß er meint, daß der Vorgang sich sogar in Formeln ausdrücken läßt.

Auf der letzten Seite seiner Mutationstheorie sagt er:

„Wir gelangen somit zu der folgenden Übersicht.“

1. „Die Anzahl der elementaren Eigenschaften einer höheren Pflanze, d. h. also der Mutationen, welche ihre Vorfahren von Anfang an durchlaufen haben, ist am wahrscheinlichsten auf einige wenige Tausende zu stellen.
2. Die mittleren Zeitintervalle zwischen zwei aufeinander folgenden Mutationen sind gleichfalls auf einige wenige Jahrtausende zu schätzen.
3. Daraus ergibt sich, daß für die ganze Entwicklung des Pflanzenreiches und wohl auch des Tierreiches eine Zeitdauer von einigen Millionen Jahren wohl ausreicht oder mit anderen Worten.
4. Die Mutationslehre bedarf einer längeren Dauer des Lebens als der von Lord Kelvin auf 24 000 000 Jahre geschätzte nicht.“

¹⁾ Der Ausdruck ist bei der geringen Menge unserer positiven Kenntnisse m. E. durchaus berechtigt.

„Diese Sätze können wir in einfachster Weise zusammenfassen, wenn wir sagen, daß das Produkt aus der Anzahl der elementaren Eigenschaften eines Organismus und dem mittleren Zeitintervall zwischen zwei aufeinander folgenden Mutationen bei seinen Vorfahren der biologischen Zeit gleich ist.

Nennen wir die erste Größe M (die Mutationen), die Länge der Zeitintervalle L und die biologische Zeit BZ , so haben wir also

$$M \times L = BZ.$$

Diese Gleichung habe ich die biochronische genannt.“

Von jeder Formel geht bekanntlich ein gewisser Reiz aus, jedoch darf der nüchterne Verstand nicht vergessen, daß eine Formel nie mehr auszudrücken vermag als das, was hineingelegt wurde, als die Voraussetzungen auf welcher sie aufgebaut wurde.

Diese Voraussetzungen sind hier nun offenbar:

- a) es wird jedesmal nur eine neue Anlage zu den bereits vorhandenen gefügt,
- b) die Uroorganismen besaßen nur eine Anlage überhaupt
- c) jede neue Anlage kann sofort nach ihrer Entstehung Effekt haben.

Ersteres braucht, wenn wir Kreuzung als Ursprungsmodus der Arten annehmen, durchaus nicht der Fall zu sein. b ist im höchsten Grade unwahrscheinlich und c ebenfalls. Eine Anlage kann doch offenbar nur dann Effekt haben, wenn die Anlagen, auf welchen sie einwirken muß, bereits vorhanden sind. Die Anlage für Beine kann z. B. recht gut schon bei einem wirbellosen Tiere vorhanden gewesen sein, hat sich aber erst äußern können, nachdem sie durch Kreuzung in einen Organismus gelangte, mit der Anlage für eine Wirbelsäule. Dieser Organismus kann entweder die Wirbelsäule schon ausgebildet haben oder selbst noch wirbellos sein, wenn ihm die Anlage, auf welcher die Anlage für eine Wirbelsäule einwirken muß, noch fehlte. So können auch beide Anlagen, sowohl die für eine Wirbelsäule, wie die für Beine in einem wirbellosen Tier vorhanden sein. Wie man unter solchen Umständen bestimmen soll, wie viel Anlagen in einem Organismus stecken, ist mir unklar und nicht weniger, wie man bestimmen soll, wieviel Zeit zwischen der Bildung zweier Anlagen verlaufen ist.

Ich glaube also schließen zu dürfen, daß:

Wenn wir die Kreuzungstheorie annehmen, die allmähliche und unkontrollierbare Addierung von Anlagen, welche de Vries' Theorie verlangt, fortfällt, und daß die Zeitintervalle, welche zwischen der Entstehung zweier Arten verlaufen, auf Null reduziert werden, entstehen doch mehrere Arten zu gleicher Zeit, während die Zeitintervalle,

welche zwischen zwei Kreuzungen, zwischen zwei Artbildungsperioden also verlaufen, in sehr weiten Grenzen schwanken werden.

Eine gut begründete biochronische Formel aufzustellen wird also wohl nie gelingen.

Sehen wir nun einmal wie de Vries zu seinen Schlüssen gelangte.

Oenothera Lamarckiana als Basis der de Vries'schen Theorie der Artbildung.

Die experimentelle Basis der de Vries'schen Mutationstheorie ist bekanntlich *Oenothera Lamarckiana*. Aus ihr sah de Vries plötzlich neue Formen hervorgehen.

Voraussetzung zur Beweiskraft der von ihm aus seinen Beobachtungen abgeleiteten Schlußfolgerungen ist, daß diese *Oenothera Lamarckiana* eine reine homozygote Elementarart war, denn nur dann ließe sich behaupten, daß eine bei einem Deszendenten neu auftretende Eigenschaft der Bildung einer neuen Anlage zugeschrieben werden muß.

Wäre hingegen die zum Experiment verwendete Pflanze eine heterozygote, alias eine Hybride, so würden die beobachteten Mutationen keineswegs eine Neubildung von Anlagen beweisen; sie könnten ihr Dasein ebensogut, ja weit wahrscheinlicher der Neukombination bereits vorhandener Anlagen verdanken, m. a. W. Bastardspaltungsprodukte sein.

Die Artreinheit der *Oenothera Lamarckiana* haben Bateson und ich schon vor Jahren angezweifelt, mehr und mehr haben sich andere in dieser Meinung zu uns gesellt. Der Beweis aber für die mangelhafte Artreinheit war nicht geliefert. Dieser Beweis ist nun vor kurzem von N. Heribert-Nilsson¹⁾ gebracht worden.

Sehen wir einmal, zu welchen Resultaten seine Experimente geführt haben.

III. N. Heribert-Nilsson's Versuche über die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana*.

Mit Recht sagt Nilsson, daß die Frage, ob *O. Lamarckiana* hybridogenen Ursprungs ist, wie Bateson und ich vermuten, für die Entscheidung der Beweiskraft der de Vries'schen Mutationen, weniger wesentlich ist wie die, ob *O. Lamarckiana* eine einzige reine Elementarart darstellt.

¹⁾ N. Heribert-Nilsson, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. VIII, 1912, p. 89 ff.

Er wirft de Vries vor, daß er „die erbliche Variation, welche wir innerhalb *O. Lamarckiana* haben, übersehen (habe), und die Stammpflanze der Mutanten als eine Elementarart mit bloßer Somationsvariation (Modifikationen) betrachtet (habe).

„Nicht einmal, sagt Nilsson, wenn er (de Vries) von einem Individuum ausgegangen wäre, wären seine Versuche beweisend, denn dieses Individuum könnte in bezug auf eine oder mehrere Eigenschaften heterozygotisch gewesen sein, ja müßte es gewesen sein, weil *O. Lamarckiana* ein obligatorischer Kreuzbefruchter ist, weshalb es fast undenkbar ist, ein Individuum zu erhalten, welches in bezug auf alle Eigenschaften homozygotisch (konstant) ist. Nun ist indessen in einer Kultur von neun Individuen (*Lamarckiana*-Familie, S. 157), in einer anderen von einer unbestimmten Anzahl (*laevifolia*-Familie S. 192), in einer dritten von fünf (*lata*-Familie I S. 202) und in einer vierten von zwei (*lata*-Familie II S. 204) ausgegangen. In seinen anderen Kulturen ist die Abstammung überhaupt gar keiner Kontrolle unterzogen worden. Für Selbstbestäubung ist zwar in den zur Aussaat erlesenen Pflanzen gesorgt worden, aber die Nachkommenschaft derselben scheint er nicht gesondert gehalten zu haben. In keinem Falle hat also de Vries Reinkultur angewandt.“

Diese Einwendungen beruhen auf Kulturversuchen Nilsson's, wobei er ausging von *O. Lamarckiana*, welche er im Herbst 1906 in einem Garten in Almaröd (im südlichen Schonen) gefunden hatte. Dort „wuchsen etwa 50 Pflanzen, die alle einen gemeinsamen Typus repräsentierten und aus zwei ursprünglichen im Garten gepflanzten Rosetten abstammten“.

„Daß die Pflanzen zu *O. Lamarckiana* zu rechnen waren, zeigten gleich die großen Knospen und Blüten und die langen Griffel, welche die Staubfäden erheblich überragten. In diesen Charakteren lag keine Variation vor, die von den Eigenschaften der Art abwich und nach *O. biennis* transgredierte.“ . . . „Ich habe auch in den späteren Kulturen keine Variation nach *O. biennis* feststellen können, sondern jetzt nach 5 Generationen sind die Pflanzen von demselben Durchschnittstypus, typische *O. Lamarckiana*.“ . . . „Eine andere Frage ist indessen, ob dieser *Lamarckiana*-Typus vollkommen mit demjenigen übereinstimmt, welcher das Material für de Vries' Versuche lieferte. Das wird wohl nicht der Fall sein. Im vorigen Jahre hatte ich Gelegenheit, meine Pflanzen mit Rosetten zu vergleichen, welche aus Samen vom Botanischen Garten in Amsterdam — also wohl

von de Vries' Kulturen — stammten. Es zeigte sich, daß diese eine mehr ausgeprägte Tendenz zur Zweijährigkeit hatten, da sie im Rosettenstadium verblieben, während die gleichzeitig ausgepflanzten Rosetten von meinem *Lamarckiana*-Typus zum größten Teil erblühten. Die Rosetten aus Amsterdam wurden bedeutend größer und blattreicher als die meinigen. Ferner erschien die Blütenform ein wenig abweichend. Auch in bezug auf die Blütengröße und die Pigmentierung scheinen sie nicht übereinzustimmen, ein Umstand, den ich — da keine von den Amsterdamer Pflanzen erblühte — nur nach de Vries' Beschreibungen beurteilen kann. Er gibt die Länge der Blütenblätter von seinem *Lamarckiana*-Typus auf 30—40 mm an, während dieselben bei meinem 40—50 mm, bei zweijährigen Pflanzen sogar noch etwas mehr betrug. Die Knospen waren im Gegensatz zu dem, was bei de Vries' Typus der Fall zu sein scheint, auf einem großen Teil ihrer Oberfläche recht stark braunrot pigmentiert. Die Früchte hatten vier breite, ziemlich tiefrote Pigmentlinien.“

Ich gebe diese Beschreibung in extenso, weil daraus hervorgeht, daß der Einwurf noch berechtigt ist — wenn ich ihm auch keinen großen Wert beilegen würde —, daß die *O. Lamarckiana* Nilsson's nicht ganz mit dem von de Vries identisch ist. Aber auch wenn, so bleibt der Einwurf gegen de Vries, daß dieser nicht mit Reinkulturen gearbeitet hat, berechtigt, und legt jedenfalls de Vries die Beweislast auf, daß trotz dieser Aussetzung seine Kulturen einer homozygoten *Lamarckiana* entstammten.

Nach de Vries variiert seine *O. Lamarckiana* in fast allen ihren Organen und Eigenschaften bloß fluktuierend. Da er nun jede fluktuierende Variation oder, wie wir jetzt sagen, Modifikation für nicht erblich hält und er keine distinkte Formen innerhalb seiner *O. Lamarckiana* gefunden hat, hält er sie für eine Elementarart.

Auch Mac Dougal ist dieser Meinung, er sagt: „That this species has remained unchanged during a period of a hundred and sixteen years is established beyond doubt, and renders the matter of its nativity of comparatively little importance as to the standing of the mutants derived from it. Perhaps no plant is known, in which the purity of strain has been so critically examined as in Lamarck's evening-primrose.“

Nilsson's sorgfältig durchgeführte Versuche zeigen aber, daß wenigstens die von ihm als zu *Lamarckiana* gehörig betrachteten Pflanzen keineswegs so „pure of strain“ sind, wie de Vries und Mac Dougal meinen.

Aus seinen Versuchen schließt er:

„Aus den dargestellten Tatsachen geht hervor, daß wir innerhalb der *O. Lamarckiana* in bezug auf mehrere Eigenschaften erbliche Differenzen haben. *O. Lamarckiana* kann also nicht als eine Elementarart mit Somationsvariation (sog. Modifikationen) angesehen werden, sondern die Individuen, aus welchen sich die Art zusammensetzt, sind genetisch verschieden, wenn auch die Variation beim rein habituell-morphologischen Studium sich fast rein quantitativ erweist.“

In der Tat beweist er, wenigstens für seine *O. Lamarckiana*, daß diese keine Elementarart ist,

„sondern daß wir innerhalb derselben, wenigstens in bezug auf Nervenfarbe, Blattfarbe, Blütenweite, Fruchtlänge, Narbenzahl und Höhe der Pflanzen Differenzen haben. Für die Differenz der Rot-Weiß-Nervigkeit wird gezeigt, daß einfache Mendelspaltung mit Dominanz für Rot stattfindet.“

Auch macht er es

„sehr wahrscheinlich, daß die Merkmale der Mutanten nicht auf einer korrelativen Beeinflussung in den verschiedenen Organen der Pflanze durch ein und dieselbe Eigenschaft beruhen, sondern auf mehreren selbständig spaltenden Einheiten basieren, welche jedoch jede für sich verschiedene Organe beeinflussen können.“

Auch sagt er:

„Meine Züchtungsversuche mit *O. Lamarckiana* zeigen also einerseits, daß die Art nicht einheitlich ist, sondern wir innerhalb derselben Differenzen bezüglich mehrerer Eigenschaften haben, andererseits, daß diese Differenzen die Mutationsfähigkeit derartig beeinflussen, daß differente Linien Mutanten in verschiedenem Prozentsatz erzeugen. Damit ist nachgewiesen, daß die Mutationerscheinung ein Vorgang ist, welcher nach dem Ausgangsmaterial geregelt werden kann und nach dessen genotypischer Beschaffenheit reicher oder ärmer ausfällt. Es unterliegt daher gar keinem Zweifel, daß die Variabilität bei *O. Lamarckiana*, nachdem die Art einer eingehenden kritischen Revision nach den Mendel'schen Forschungsprinzipien unterworfen worden ist, sich von derselben Art wie die anderer fremdbestäubenden Pflanzen zeigen wird.“

Und S. 195 sagt er:

„Ich meine, daß die auf verschiedene Formen von *O. Lamarckiana* verteilten Eigenschaften völlig genügen, um das Mutationsphänomen zu erklären, unab-

hängig davon, ob *O. Lamarckiana* ein Bastard ist oder nicht ist. Dieses ist nicht vom größten Gewicht, von noch größerer Bedeutung ist, daß wir innerhalb der Art Differenzen haben. In bezug auf die Natur der Mutanten haben aber ohne Zweifel Bateson und Lotsy mit der Behauptung recht, sie seien analytische (und teilweise auch synthetische) Variationen.“

Auch gegen die

Konstanz der Mutanten

hat Nilsson manches einzuwerfen; darüber sagt er S. 195:

„Schon vorher habe ich darauf hingewiesen, daß die Mutanten als extreme Kombinationen auch als homozygotische zu erwarten sind, wenigstens in bezug auf die meisten Eigenschaften. Daß sie es jedoch nicht in bezug auf alle Eigenschaften sind, das zeigt der Umstand, daß gewisse wieder die Stammart geben, andere dagegen andere Mutanten.

Leptocarpa gibt *nanella*; *nanella* gibt *oblonga*; *oblonga* gibt *albida*, *elliptica* und *rubrinervis*; *scintillans* gibt *Lamarckiana*, *lata*, *nanella* und *oblonga*; *sublinearis* gibt *Lamarckiana*, *lata*, *nanella*, *oblonga*, *albida*, *subovata* und *gigas*. Dieses scheint zu zeigen, daß die Mutanten nicht in allen Eigenschaften konstant sind, sondern spalten. Einige sind in so vielen Einheiten homozygotisch (konstant), daß *Lamarckiana* nicht realisiert werden kann, andere dagegen sind stärker heterozygotisch und können wieder die Stammform geben. Besonders wichtig scheint mir das zu sein, daß *scintillans* nur einen gewissen Formenkreis geben kann: *Lamarckiana*, *oblonga*, *lata* und *nanella* und annäherungsweise in demselben Prozentsatz in aufeinanderfolgenden Generationen (S. 277). Hier haben wir eine deutliche parallele Erscheinung zu der analytischen Variation durch Mendelspaltung. Mit der Produktion einer gewissen Anzahl Formen ist die Variation erschöpft, und diese Formen erhält man in einem gewissen bestimmten Prozentsatz. *Scintillans* scheint also ein stetiges Heterozygotstadium zu repräsentieren, und ein konstantes *scintillans*-Individuum hat de Vries auch nicht gefunden. — Verschiedene Kulturen lieferten in verschiedenem Prozentsatz *scintillans*, was nicht merkwürdig ist, da sie aus ganz verschiedenen Pflanzen hervorgegangen sind, und also von verschiedenen, wenn auch morphologisch nicht stärker differierenden Kombinationen von Erbinheiten sein konnten.“

Auch in bezug auf die Mutationskreuzungen differiert er von de Vries und sagt S. 207:

„Die Ergebnisse, zu welchen de Vries bei dem Studium der Mutationskreuzungen gekommen ist, dürften sich also in die Mendel'schen Spaltungsgesetze einordnen lassen, wenn auch die Spaltung von komplizierterer Natur ist. Für eine solche Auffassung hat sich bereits Lotsy ausgesprochen.“ „Er sagt als Zusammenfassung seiner Erörterung der Mutationskreuzungen (1906 S. 243): „Summa summarum beweisen m. E. die Kreuzungen zwischen zwei Mutanten also nur, daß diese offenbar eine Menge latenter Merkmale kryptomer besitzen, welche bei Gametogenese und nachfolgender Kopulation zutage treten; wie man sich dies aus der Gametogenese zurecht legen muß, ist noch unbekannt. Sie sind aber keineswegs eine Stütze für die Auffassung der Mutanten als elementare Arten.“

Seinen höchst wichtigen Aufsatz schließt denn auch Nilsson mit folgendem Satze:

„Eine Menge von Tatsachen aus den experimentellen Untersuchungen von de Vries scheinen also für die Richtigkeit derselben Auffassung zu sprechen, zu welchen ich (Nilsson) in meinen Experimenten gekommen bin, und zwar, daß wir es in der Mutation bei *O. Lamarckiana* nur mit komplizierten Neukombinationserscheinungen von schon in der Stammpflanze vorhandenen Eigenschaften zu tun haben.“

Ich habe nur einen Teil, und sogar nur einen kleinen der vielen wertvollen Beobachtungen und kritischen Bemerkungen Nilsson's anführen können, glaube aber, sie genügen zur Aussprache: es habe Nilsson der Mutationstheorie de Vries, für soweit sie sich auf *O. Lamarckiana* basiert, Grund und Boden genommen.

So müssen wir denn wohl schließen, daß weder Darwin's Varietäten noch de Vries' Mutanten das Material zur Evolution geliefert haben können, denn abgesehen von möglichen Verlustmutanten, welche ja für progressive Evolution wertlos sind, sind die einmal gebildeten Arten konstant.

So fragt sich denn:

IV. Ist Evolution bei Konstanz der Art möglich?

Diese Frage habe ich in einem kleinem Aufsatz in der Zeitschrift für induktive Abstammungslehre¹⁾ bejahend beantwortet. Grund zu dieser Bejahung waren die Resultate von Baur und mir bei der

¹⁾ 1912, Bd. 8, H. 4, S. 325—333.

Kreuzung von verschiedenen Linnéanischen Arten der Gattung *Antirrhinum* erhalten.¹⁾

Ganz kurz gesagt, zeigten diese Kreuzungen, daß die Merkmale der Elternarten, wenigstens prinzipiell, ebenso mendeln wie bei der Kreuzung zweier, in mehreren Merkmalen verschiedenen „Varietäten“.²⁾

Infolgedessen entstehen früher oder später, bisweilen schon in F_2 unter vielen Heterozygoten einige homozygote Kombinationen, alias neue Arten.

Es ist also bewiesen, daß Arten durch Kreuzung entstehen können und daß aus einer Kreuzung eine größere Zahl verschiedener Arten hervorgehen kann.

An die Möglichkeit, daß in letzte Instanz Kreuzung die Ursache der Artbildung sein könnte, hat auch Darwin schon gedacht.

„When once two or more races are formed, or if more than one race or species fertile inter se originally existed in a wild state, their crossing becomes a most copious source of new races.“

Auch daß der Effekt sich erst in der zweiten und folgenden Generation zeigte, wußte Darwin:

„When two well-marked races are crossed, the offspring in the first generation take more or less after either parent or are quite intermediate between them, or rarely assume characters in some degree new. In the second and several succeeding generations, the offspring are generally found to vary exceedingly, one compared with another and many revert to their ancestral forms.“

Daß aber Kreuzung der einzige Erwecker erblicher neuer Formen und also die Ursache der Artbildung sein würde, wird von Darwin direkt verworfen.

„This greater variability (after crossing) in succeeding generations seems analogous to the breaking or variability after having been bred for some generations under domestication. So marked is this variation in crossbred descendants that Pallas³⁾ and some other naturalists have supposed that all variation is due to an original cross but I conceive that the history of the potato, Dahlia, Scotch rose, the guinea-pig and of many trees in this country where only one species exists, clearly shows that a species may vary where there can have been no crossing.“

¹⁾ Quatrième Conférence internationale de Génétique, Paris 1911, p. 416—428.

²⁾ Die große mit vielen farbigen Tafeln versehene Arbeit wird von der Holländischen Gesellschaft der Wissenschaften herausgegeben werden.

³⁾ Vgl. *Animals and Plants under Domestication*, 2. Edition, Murray, I, 197, II, 287, 252.

Diese letztere Tatsache der Variation bei monotypischen Arten hat offenbar bei Darwin großen Einfluß gehabt auf seinen Entschluß, die Kreuzung als alleinige Ursache der Variabilität und also der Artbildung zu verwerfen. Das war damals auch ganz logisch; jetzt aber, nun wir wissen, daß eine Linné'sche Art aus mehreren Kleinspecies besteht und also Kreuzung innerhalb der Linné'schen Art recht gut möglich ist, würde auch Darwin diesem Umstande wohl kein großes Gewicht mehr beilegen, und mir scheint es, er würde jetzt der Kreuzung einen größeren Einfluß zuschreiben wie damals. Grund zu dieser Meinung ist, daß Darwin sich eigentlich immer gegen die schließlich von ihm akzeptierte Einwirkung äußerer Bedingungen als Ursache der Variabilität gesträubt hat. Das geht klar aus folgenden Sätzen hervor.

Direkten Einfluß äußerer Bedingungen akzeptiert Darwin nur in beschränktem Maße:

„When we see an animal highly kept producing offspring with an hereditary tendency to early maturity and fatness, when we see the wild duck and australian dog always becoming, when bred for one or a few generations in confinement, mottled in their colours, when we see people living in certain districts or circumstances becoming subject to an hereditary taint, to certain organic diseases as consumption (Bakterien als Krankheitsursachen waren damals noch unbekannt) or plica polonica — we naturally attribute such changes to the direct effect of known or unknown agencies acting for one or more generations on the parents. It is possible that a multitude of peculiarities may thus be directly caused by unknown external agencies.“

Weit mehr Wert legte Darwin dem **indirekten** Einfluß äußerer Bedingungen bei:

„I may add judging from the vast number of new varieties of plants which have been produced in the same districts and under nearly the same routine of culture, that probably the indirect effects of domestication in making the organisation plastic is a much more efficient source of variation than any direct effect which external causes may have on the colour, texture or form of each part.“

Trotzdem bleibt Darwin die eigentliche Ursache der Variabilität bis ins hohe Alter unklar.

So schreibt er¹⁾ am 19. Juli 1881²⁾ an Semper:

¹⁾ Life and Letters, Vol. III, p. 345.

²⁾ Darwin verschied am 19. April 1882.

„and it is really surprising how little effect he (Hoffmann) produced by cultivating certain plants under unnatural conditions, as the presence of salt, lime, zinc etc. etc. during several generations. Plants moreover were selected which were the most likely to vary under such conditions judging from the existence of closely-allied forms adapted for these conditions. No doubt I originally contributed too little weight to the direct action of conditions, but Hoffmann's paper has staggered me. Perhaps hundreds of generations of exposure are necessary. It is a most perplexing subject. I wish I was not so old, and had more strength, for I see lines of research to follow . . . I still must believe that changed conditions give the impulse to variability, but that they act in most cases in a very indirect manner.“

Wenn man als dieses indirekte Agens die Kreuzung, welche bekanntlich durch die Kultur sehr gefördert wird, annimmt, verschwinden wohl alle Schwierigkeiten, auch die Bemerkung Darwin's, daß bisweilen längere Kultur nötig ist, bevorsich dieser indirekte Einfluß zeigt.

„In the few instances in which as in the Dahlia the course of variation has been recorded¹⁾, it appears that domestication produces little effect for several generations in rendering the organism plastic, but afterwards, as if, by an accumulated effect, the original character of the species suddenly gives way or breaks.“

Sieht man in den *Animals and Plants under Domestication* nach, so findet man zwar kein sehr schönes „Record“, aber ein Satz auf S. 494 ist sehr wichtig, indem dieser es sehr wahrscheinlich macht, daß auch hier die Ursache der Variabilität die Kreuzung war; es heißt dort nämlich:

„Seedlings of fourteen different colours have been raised from the same plant.“

Wie nahe nun auch, nach dem Gesagten, der Schluß lag, daß äußere Bedingungen keine Ursache der Variabilität sind, die eigentliche Artbildung hingegen der Kreuzung zugeschrieben werden muß, so ist dieser Schluß doch, meines Wissens, nur von einem Manne gezogen worden und seine Stimme wurde nur wenig beachtet.

Es war dies A. Kerner von Marilaun, der sagte²⁾:

„Über alle Zweifelerhaben, weil durch umfangreiche Versuche nachgewiesen ist und bleibt, daß die durch

¹⁾ cf. *Animals and Plants under Domestication*, Ed. II, I, p. 393.

²⁾ *Pflanzenleben*, S. 531.

die Einflüsse des Bodens und Klimas unmittelbar veranlaßten Veränderungen der Gestalt nicht erblich werden, und daß alle Veränderungen der Gestalt, welche sich in der Nachkommenschaft erhalten, nur im Gefolge eines Befruchtungsvorganges zustande kommen, d. h. mit anderen Worten, daß neue Arten nur auf dem Wege der Befruchtung entstehen können.“

Das schließt Kerner aus seinen Beobachtungen in der Natur und seine Schlußfolgerungen sind jetzt durch das Experiment der *Antirrhinum*-Kreuzungen bestätigt.

Nur in einem Punkte sind Kerner und ich verschiedener Meinung: er meint, daß ein Artbastard konstant ist; ich, daß er zu spalten vermag.

So sagt er S. 521:

„Der Bastard erweist sich bei Autogamie samenbeständig, und es ist eine Fabel, wenn behauptet wird, daß er aus innerer Notwendigkeit in eine seiner Stammarten zurückschlägt.“

Da der Glaube an der Konstanz von Artbastarden ¹⁾ sehr verbreitet ist, lohnt es sich zu versuchen herauszufinden, worauf die Verschiedenheit zwischen Kerner's und meiner Meinung beruht.

Die Sache scheint mir ganz einfach. Wenn ich von einem Bastard rede, meine ich den F_1 -Bastard; die samenbeständigen Bastarde, von denen Kerner redet, sind aber wohl sicher homozygot gewordene Spaltungsprodukte späterer Generationen. Die Möglichkeit eines Unterschieds zwischen einem F_1 -Bastard und dessen Deszendenten konnte aber damals Kerner nicht vermuten. Bei dem Glauben, daß ein Artbastard eo ipso konstant war, war es unwesentlich, welcher Generation sie angehörte und stillschweigend wurde angenommen, daß ein in der Natur aufgefundener Bastard, den man als einen solchen erkannte, weil er Merkmale zweier Arten in sich vereinigte, das Kind dieser Arten also eine F_1 war.

Offenbar ist aber die Chance weit größer, daß ein solcher in der Natur aufgefundener Bastard nicht ein Kind, sondern ein Urenkel n^{ten} Grades der Stammeltern darstellt, denn meistens wird man nicht so bald nach stattgefundener Kreuzung auf dem betreffenden Grundstück botanisieren. Auch aus dem Umstande, daß meistens an der betreffenden Stelle nur eine Bastardform gefunden wird, welche sich bei Aussaat als konstant erweist, geht wohl mit Sicherheit hervor, daß dieser Bastard kein F_1 war, denn wir wissen jetzt, daß er dann

¹⁾ Trotz der wichtigen Untersuchungen Naudin's z. B. bei der Kreuzung von *Linaria vulgaris* $\times$ *L. purpurea*. Nouvelles Recherches sur l'Hybridité dans les végétaux. Nouvelles Archives du Muséum 1865.

höchstwahrscheinlich nicht konstant sein würde, sondern spalten müßte. Aus demselben Grunde ist es unwahrscheinlich, daß ein in der Natur aufgefundener konstanter Artbastard der F_2 , ja sogar der F_3 angehörte, denn die größte Mehrzahl der diesen Generationen angehörigen Pflanzen ist noch heterozygot.

So scheinen mir also die Beobachtungen Kerner's in vollem Einklange mit den Resultaten meiner Kreuzungen zu stehen.

Auch geht aus seinen Beobachtungen hervor, daß eine Voraussetzung zur Gültigkeit meiner Theorie, nämlich das nicht gar zu seltene Stattfinden von Kreuzung in der Natur, voll erfüllt wird; weist Kerner doch darauf hin, daß in den letzten 50 Jahren wenigstens 1000 wildwachsende Bastarde bekannt geworden sind.

Beachtet man dabei, daß diese wohl zum allergrößten Teile homozygot gewordene Spaltungsprodukte sind, und die Zahl der aus einer Kreuzung hervorgegangenen Formen also weit größer gewesen sein muß, und daß auf Bastarden zwischen Elementararten gar keine Acht gegeben ist, so dürfen wir m. E. ruhig annehmen, daß Kreuzung in der Natur ein sehr häufiges Geschehen ist und weit mehr geeignet das Material zur Evolution zu geben, wie ein Mutationsprozeß, bei welchem zwischen je zwei aufeinander folgenden Mutationen einige wenige Jahrtausende verlaufen.

Aus Kerner's Ausführungen ersehen wir wieder einmal den genialen Blick dieses, wie kaum ein anderer mit der Flora Europas vertrauten Forschers.

Wir müssen uns jetzt fragen:

V. Was bleibt, falls nur die Kreuzung Ursache der Artbildung war, von den Theorien Darwin's und de Vries' übrig?

Darwin's Theorie bleibt die Basis unserer modernen Anschauungen, er war es, der machte, daß der Kontinuitätsbegriff bei Biologen und Geologen durchdrang, und Judd¹⁾ sagt mit Recht, daß alle neuere Theorien, inklusive Mendelismus „have their real roots in Darwinism“. De Vries' Theorie bleibt ebenfalls einer der wichtigsten Fortschritte auf Deszendenzgebiet.

Darwin hatte ganz recht in seiner Auffassung, daß die Artbildung natürlichen Vorgängen zuzuschreiben ist, so daß es zwischen verschiedenen Arten eine genetische Kette gibt, und auch in seiner Auffassung, daß die Selektion, durch den Kampf ums Dasein ausgeübt, bestimmt welche Formen am Leben bleiben.

De Vries hatte ganz recht, als er betonte, daß die neu gebildete Art fix und fertig der Selektion dargeboten wird und deren

¹⁾ The Coming of Evolution Cambridge 1910, p. 155.

Wirkung sich also beschränkt auf die Ausmerzung der nichtleistungsfähigen. Ja dadurch entnahm er sogar den Gegnern der Selektion die wichtigste Waffe, nämlich den Einwurf, daß Artanfänge keinen Selektionswert haben können, weil es z. B. undenkbar ist, daß ein Organ, bevor es den Nützlichkeitsgrad seiner Ausbildung erreicht hat, Wert im Kampf ums Dasein haben könnte und also durch Selektion ausgebildet sein könnte.

Und nicht nur dadurch hat Hugo de Vries die Deszendenzwissenschaft an sich verpflichtet, sehr vertieft hat er unsere Kenntnisse durch die Betonung der Nichtvererbbarkeit der Modifikationen, und durch die Warnung, daß wir das Problem der Artbildung durch ein genaues Studium der Erbeinheiten lösen müssen.

In der Tat ist eigentlich der einzige Unterschied zwischen de Vries und mir dieser, daß ich nicht glaube, daß Neubildung von Anlagen bis jetzt nachgewiesen wurde und diesen Nachweis auch von der Zukunft nicht erwarte, und daß ich also den Grund der Bildung neuer Arten erblicke in anderen Kombinationen, von bereits in den Eltern, also schließlich in den Urganismen vorhandenen Potenzen oder Genen.¹⁾

Die Hoffnung von de Vries, daß es einmal gelingen wird, durch willkürliche Eingriffe die Arten zur Bildung neuer Anlagen zu bringen, kann ich demnach nicht teilen; die einzige Art zur Erlangung neuer Kulturformen scheint mir die Kreuzung zu sein; daß diese ausgiebig ist, wird jeden Tag deutlicher.

VI. Was mir der Vorteil meiner Auffassung zu sein scheint.

Es ist dies die Schaffung einer völligen Analogie zwischen der lebenden und der leblosen Welt. Es entsprechen die Genen ganz roh aufgefaßt den Elementen, die konstante Arten den konstanten Verbindungen und so wie die konstanten Verbindungen nur dadurch miteinander neue Verbindungen bilden können, daß sie in ihren Elementen auseinanderfallen und diese Elemente in geeigneten Medien in Wechselwirkung treten und neue Verbindungen bilden, so können die konstanten Arten nur dadurch neue Arten bilden, daß bei der Fortpflanzung deren Genenkomplexe auseinanderfallen und mit anderen auseinanderfallenden Genenkomplexen neue Genenverbindungen bilden, die für so weit sie homozygot sind, resp. werden, neue konstante Arten darstellen.

¹⁾ Ich bin ganz einer Meinung mit Hagedoorn (Vortrag und Aufs. über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausgeg. von Roux, Heft 12, S. 8), wo er sagt: „It might be, that in *Paramaecium*, a genetic thing was transmitted from generation to generation which would have the property of making an animal's tail curled or its teeth blunt. As however tail or teeth are not present, these things must wait their time.“

Die auf Mendel's Untersuchungen basierte Genentheorie entspricht mutatis mutandis durchaus der Lehre der chemischen Elemente und sowenig an eine Vertiefung chemischer Kenntnisse gedacht werden konnte, solange die chemische Verbindung als Einheit galt, sowenig konnte an Vertiefung biologischer Kenntnisse gedacht werden, solange die Fortpflanzungszellen als unzerlegbare Einheiten galten.

Aufgabe der Zukunft ist es denn auch, die Genen auf experimentellem Wege wenigstens so gut kennen zu lernen, wie die Chemiker die Elemente kennen, denn welche Evolutionshypothese sich schließlich als richtig erkennen lassen mag, so wird sie, das läßt sich heute wohl aussagen, auf besserer Kenntnis der Genen sich aufbauen müssen.

Es fragt sich also, ob wir zurzeit uns bereits eine Vorstellung von der

VII. Natur der Genen

machen können.

Nach Darwin sind die Genen¹⁾ minute granules (which) when supplied with proper nutriment multiply by self-division. These granules may be called gemmules. Daß Darwin diese „gemmules“ für lebende Partikelchen hielt, folgt klar aus folgendem Satz:

„The units²⁾ of the body are generally admitted by physiologists to be autonomous. I go one step further and assume that they throw reproductive gemmules. Thus an organism does not generate its kind as a whole, but each separate unit generates its kind.“

Auch de Vries hält die Genen (von ihm als Pangenen angedeutet) für lebendig, so sagt er³⁾:

„Das ganze Protoplasma besteht aus solchen zu verschiedenen Zeiten aus dem Kerne bezogenen Pangenen und deren Nachkommen. Eine andere lebendige Grundlage gibt es in ihm nicht.“ Mit Recht sagt denn auch Hagedoorn⁴⁾:

„The central hypothesis of Darwin, that the determinants for the hereditary characters must be vital things, living granules, which can feed and multiply, has been retained in all the other theories of similar nature, that of de Vries and Weissmann notably.“

Es fragt sich nun, ob diese Annahme der Genen nötig ist. Hagedoorn⁵⁾ stellt sie, und verneint sie m. E. mit Recht:

¹⁾ Animals and Plants under Domestication, 2. Edition, p. 370.

²⁾ Etwa synonym mit Zellen.

³⁾ Intracellular Pangenesis. Fischer 1889, S. 212.

⁴⁾ l. c. p. 20.

⁵⁾ Autokatalytical Substances, the determinants for the inheritable characters, a biochemical theory of Inheritance and Evolution. Roux, l. c. p. 20.

„The facts force us to the conclusion, that in the germ there must be present things, which have been derived from the parent and are responsible, when present in the offspring of making the individual develop differently from such a lack as this thing.“

„We know further that an individual which has derived some of this inheritable something from at least one of its parents, therefore originally not more of it as can be present in this germcell can produce so much of it, that it can furnish at least 50 Proc. of its germcells with enough of it to call forth the corresponding difference in development of the resulting organisms.“

„We also know that in many cases (it is merely a technical difficulty which prevents us from verifying this for all cases) these inheritable things must be present in all the cells of the individual (one epidermis-cell of Begonia can give rise to a complete plant) we are therefore forced to admit that the inheritable thing, with which we are dealing is capable of reproducing its kind.“

Ganz richtig ist auch folgendes:

„The hypothesis that these hereditary things are vital units, composed of protoplasm and capable of assimilation and growth, certainly fits the facts, but we ask more of a theory of heredity and evolution. A working-hypothesis to be of any use as an instrument of research must explain the facts in terms of what is already known. It ist inadmissable to try to explain the facts of evolution and inheritance by the behaviour of living particles which have been invented simply to admit of this explanation.“

Dann sagt er:

„We must again look to the facts to try and find whether there is not a possibility, that not the living being and „therefore“ all the causating agents for its characters are living things, but that the organisms are living because the fact that they have all these characters“ (besser wäre wohl: because they have the causating agents for these characters).“

What then is the nature of these genetic factors, fragt Hagedoorn und meint:

„the hereditary factors for the development of an organism are numerous independantly transmitted substances, each having autokatalytical properties.“

Das ist, wie er selber sagt, „simply a modification of the hypotheses of Loeb and Roux, necessitated by the facts of Mendelian inheritance.“

Für diese Hypothesen sei auf die Arbeit Hagedoorns und die dort angeführte Literatur verwiesen.

Wie Hagedoorn sich die Sache etwa vorstellt, mag folgende Äußerung ¹⁾ zeigen:

Er weist darauf hin, daß man z. B. die aktive Substanz der *Tetanus*-Bazillen und der Hefe filtrieren kann und daß diese essenzielle Teile der Bakterien und Hefezellen, in diesen Organismen, durch Oberflächenspannung und andere Kräfte zu eben der Form dieser Organismen verbunden sind, während sie nur durch die Pressung diese Form verloren haben.

So folgert er dann:

„I do not think that the possibility is excluded of creating „living“ organisms by a combination of not-living things, like the „filterable viruses“ and other autokatalytical substances, in thus choosing them to create a system of structural relations and thus a „body“ for the combination.“

Leicht würde das gewiß nicht sein, aber im Prinzip bin ich mit Hagedoorn einig: Ein lebender Organismus braucht nicht aus lebenden kleinsten Teilchen zusammengesetzt zu sein, das Leben kann recht gut die Resultante der Kräfte in einem System sein, dessen letzte Komponenten leblos sind, und so können die Genen recht gut leblose Dinge sein, und liegt es zur Zeit am nächsten, sie für autokatalytische Substanzen zu halten.

Bei so weitgehender Übereinstimmung unserer Grundanschauungen braucht es nicht zu wundern, daß auch unsere Schlüsse übereinstimmen.

Auch Hagedoorn hält offenbar, wenn er dies auch nicht mit diesen Worten sagt, die einmal gebildeten Arten für konstant, denn er unterscheidet wie ich drei Arten von „Variability“:

- A. Modification the non-inheritable effect of different external postgenetic factors in the development of an individual.
- B. Inheritable variation through Mendelian segregation; caused by a redistribution of genetic factors in the descendants of hybrids between individuals which differ in the possession or non possession of these factors.
- C. Inheritable variation caused by the loss of one genetic factor from a gamete.

Ganz sicher bin ich von der Existenz der letzteren Kategorie noch nicht, darüber sich hier zu verbreiten, hat aber keinen Zweck, da sie für progressive Evolution nicht in Betracht kommen.

¹⁾ l. c. p. 27.

Zum Schluß sei noch bemerkt, daß selbstverständlich immer gut unterschieden werden soll zwischen den Dingen, aus welchen ein Organismus aufgebaut wird und zwischen dem Aufbau selber.

Erstere, die Genenlehre, entspricht der analytischen Chemie, letztere, die Ontogenese, der synthetischen Chemie, speziell der Phasenlehre.

Summa summarum meine ich also, daß zurzeit, abgesehen vielleicht von Verlustmutanten, nur eine Weise der Artbildung nachgewiesen ist, nämlich Neukombinationen bereits bei den Eltern vorhandener Anlagen oder Genen durch Kreuzung, und daß eine einmal gebildete homozygote Verbindung, alias eine reine Art, konstant ist, abgesehen von nichterblichen Modifikationen durch „äußere Bedingungen“.

Schlußbetrachtungen.

So liegt denn meine Theorie der Artentstehung ganz in der von Darwin angegebenen Richtung der natürlichen Vorgänge, ja je tiefer wir in die Erscheinungen der lebenden Welt eindringen, je mehr zeigt sich, daß es keine scharfe Grenze zwischen der lebenden und leblosen Welt gibt und daß beide von ähnlichen Gesetzen beherrscht werden. Dieser Grundgedanke der Darwin'schen Lehre stellt sich mehr und mehr als richtig heraus und hat sogar weitere Gültigkeit als Darwin glaubte, denn in der allmählichen Hinaufarbeitung einer Varietät zu einer Art, in der ganz allmählichen Anpassung einer Art an seine Lebensbedingungen oder einer Blume an ein sie befruchtendes Insekt liegt doch immerhin noch etwas Mystisches, das wegfällt, sobald wir mit de Vries annehmen, daß eine Art fix und fertig entsteht und nur dann bestehen bleiben kann, wenn sie sich als den Bedingungen gewachsen, also als angepaßt erweist. Dann müssen wir aber auch die schöne gegenseitige Anpassung zwischen einer Blume und einem Insekt nur als ein „zufälliges“ Passen der beiden zueinander betrachten; etwa in derselben Weise, wie mein Hausschlüssel in das Loch von irgendeinem Instrumente passen mag und da z. B. eine elektrische Klingel in Arbeit setzen kann. Damit schwindet gewiß etwas von der Poesie der Darwin'schen Lehre, aber das ist, wie es scheint, immer mit besserer Kenntnis verknüpft.

Die poetische Weltanschauung „par excellence“ ist die Religion; die Wissenschaft ist recht nüchtern; das läßt sich nun einmal nicht leugnen oder ändern.

Da mir besonders daran liegt, die Kritik meiner Fachgenossen über meine Anschauungen kennen zu lernen, möchte ich noch besonders betonen

Was, falls meine Anschauungen richtig sind, nicht richtig sein kann und was richtig sein muß.

Ganz kurz meine ich also, daß eine Art d. h. eine homozygote Verbindung ad infinitum konstant ist, d. h. sich so lange reproduziert, bis ihre Fortpflanzungszellen mit denen einer anderen homozygoten (oder heterozygoten) Verbindung zusammengeraten und so Genenaustausch ermöglicht wird.

Daraus folgt:

1. Alle Differenzen zwischen den Individuen einer Art sind nicht erbliche Modifikationen.
2. Es gibt (vielleicht mit Ausnahme von Verlustmutanten) keine erblichen Sprungvariationen oder Sports innerhalb einer reinen Art. Alles was als solche beschrieben worden ist, ist das Resultat von Spaltungen (vegetative oder generative) heterozygoter Verbindungen.
3. Eine Vererbung erworbener Eigenschaften ist nicht möglich.
4. Alle bei den höheren Organismen vorhandenen Anlagen befanden sich bereits in der Gesamtheit der Uroorganismen.

Deswegen braucht es aber nie einen Uroorganismus mit allen diesen Anlagen gegeben zu haben; im Gegenteil scheint es mir wahrscheinlich, daß jeder Uroorganismus nur wenige Genen besaß, und erblicke ich eben in dieser geringen Zahl der Genen die Ursache ihrer geringen Entwicklungsfähigkeit, in welcher ich durch die Tatsache bestärkt werde, daß alle sich bloß ungeschlechtlich fortpflanzenden Lebewesen verhältnismäßig einfacher Struktur sind.

Erst die geschlechtliche Fortpflanzung, d. h. also die Kreuzung brachte Genen verschiedener Uroorganismen zusammen und schuf so die Basis zur höheren Entwicklung und fortschreitender Artbildung.

Haarlem, 12. Dezember 1912.

Les Progrès de la cytologie des Champignons.

Par

A. Guilliermond.

Avec 82 figures dans le texte.

Sommaire.

	pages
I. Introduction	390
II. Structure générale des Champignons	390
A. Cytoplasme	390
B. Noyau et sa division	393
C. Produits différenciés du cytoplasme	412
D. Membrane	423
III. Phénomènes cytologiques de la sécrétion et cellules sécrétrices	426
IV. Phénomènes cytologiques de la sexualité	430
A. Copulation hologamique	431
B. Copulation mérogamique	440
C. Gamétangie	440
D. Parthénogamie	461
E. Pseudogamie	471
F. Apomixie	479
G. Sexualité des Ascomycètes supérieurs	484
I. Fécondation à l'origine du périthèce	484
II. Fusion nucléaire de l'asque et théorie de Dangeard	494
III. Evolution nucléaire des Ascomycètes et théorie de Claussen	505
V. Cytologie des appareils fructifères	516
A. Asques et basides	516
B. Sporangies et conidies des Phycomycètes	526
C. Conidies des Ascomycètes et Basidiomycètes	529
VI. Conclusions	533
Index Bibliographique	534

I. Introduction.

La cytologie des Champignons est restée longtemps très obscure par suite de la petitesse de leurs cellules et de l'abondance de grains de sécrétion de nature variée qui remplissent leur cytoplasme et rendent difficile l'interprétation de leur structure. Il a fallu attendre les progrès de la technique cytologique pour aborder avec succès cette question. Depuis une quinzaine d'années grâce au perfectionnement de cette technique et à la faible consistance des pseudotissus des Champignons supérieurs qui permettent d'obtenir facilement leur inclusion dans la paraffine, enfin à l'intérêt biologique que présente cette étude, la cytologie des Champignons a été l'objet d'un nombre considérable de recherches de la plus haute importance qui font que la question commence à être à peu près débrouillée.

Le progrès de l'étude des Champignons ont amenés certains auteurs, entre autre Vuillemin (3), à séparer des Champignons les Myxomycètes et les Chytridinées (exception faite des genres *Myzocyttium* et *Ancylistes*) et à les rapprocher des Flagellés. Il est vrai que Dangeard admet que tous les Champignons ont pour ancêtres les Chytridinées. Quoiqu'il en soit, on est bien forcé de reconnaître que les Myxomycètes et les Chytridinées sont des organismes très distincts des autres Champignons. Aussi pour mettre plus d'homogénéité dans cette revue et aussi pour la rendre moins longue, laisserons nous de côté les Myxomycètes et les Chytridinées et n'envisagerons nous que les véritables Champignons, ceux qui offrent un mycélium c'est-à-dire les Monoblepharidées, les Mucorinées, les Entomophthorées, les Saprologniées, les Péronosporées, les Ascomycètes, et les Basidiomycètes.

On trouvera d'ailleurs dans l'article récent de M. Pavillard (1), sur la Protistologie végétale, une mise au point très complète de la question de la cytologie des Chytridinées et des Myxomycètes.

II. Structure générale des Champignons.

A. Cytoplasme.

A. Structure particulière du cytoplasme des Mortiérellées. — Le cytoplasme des Champignons ne présente rien de spécial. Signalons cependant une étude de Matruchot sur la structure du cytoplasme chez les Mortiérellées. En faisant végéter simultanément sur un même milieu une bactérie chromogène à pigment violet (*Bacillus*

violaceus ou *Bacterium violaceum*), et une Mortiérèlée (*Mortierella reticulata*), l'auteur a pu obtenir une imprégnation du cytoplasme de la Mortiérèlée par le pigment sécrété hors de la bactérie chromogène. Les mêmes résultats ont été obtenus en cultivant la Mortiérèlée avec un Champignon chromogène à pigment vert (*Fusarium polymorphum*). La coloration était élective et le pigment ne se fixait que sur une partie du cytoplasme.

La violacéine ne se fixait jamais sur la membrane, mais elle colorait partiellement le contenu de la cellule. Elle se fixait d'abord sur les globules graisseux, puis sur certaines parties du cytoplasme et enfin sur les noyaux eux-mêmes. Cette coloration complète l'analogie qui avait été établie entre les propriétés physico-chimiques des pigments bactériens et fongiques et des couleurs d'aniline.

Grâce à cette méthode, Matruchot a pu mettre en évidence dans *Mortierella reticulata* une structure toute spéciale du cytoplasme.

Dans les filaments jeunes en voie de croissance, le cytoplasme ne présente pas de différenciation et paraît homogène. Dans les parties les plus âgées du mycélium, il a disparu partiellement: il est généralement réduit à une fine couche pariétale remplie de globules graisseux.

Les filaments moyennement âgés (fig. 1) sont les plus intéressants. Ici le cytoplasme cesse d'être homogène et se compose: 1° D'un cytoplasme très hyalin, ne fixant pas le colorant et qu'on peut considérer comme formé d'hyaloplasme; 2° un cytoplasme légèrement granuleux avec des globules d'huile inclus dans sa substance. Cette dernière partie qui correspond à l'enchylema de certains auteurs fixe énergiquement la violacéine.

La différenciation en hyaloplasme et enchylema se fait parallèlement à l'axe du filament et donne naissance à un certain nombre de cordons d'enchylema disposés côte à côte, parallèlement entre eux et noyés au milieu d'une masse hyaloplasmique générale. Le nombre des cordons varie selon la grosseur des filaments. Dans les gros filaments, on compte de 5 à 10 cordons rectilignes ou parfois contournés en spirales. En s'entrecroisant, ces cordons donnent parfois l'aspect d'un réseau, mais il n'y a jamais de structure réticulée. Tous ces cordons sont disposés à la périphérie de la cellule et on en trouve jamais dans la région centrale.



Fig. 1. Structure canaliculaire de *Mortierella reticulata* (d'après Matruchot).

L'hyaloplasme semble doué d'une certaine rigidité. Au contraire l'enchylema est beaucoup plus plastique et serait le siège des courants cytoplasmiques. Matruchot a d'ailleurs observé dans une préparation vivante et non colorée la circulation de gouttelettes graisseuses: il a vu que celles-ci paraissaient circuler dans l'intérieur de tubes correspondant aux cordons de l'enchylema, en se déformant dans les endroits où ces tubes s'amincissent, ce qui prouve d'autre part la rigidité de l'enchylema.

L'auteur rapproche cette structure particulière qu'il nomme *structure canaliculaire* de la structure filaire de Flemming et surtout de celle qui a été décrite par Hanstein.

En vieillissant, les cordons de l'enchylema se morcellent en distance en distance et on voit apparaître dans leur intérieur des disques d'hyaloplasma qui les séparent. Les disques s'épaississent peu à peu et finalement, il ne reste de l'enchylema que des particules flottantes ou accolées à la membrane, tout le reste de la cellule étant occupé par de l'hyaloplasma devenu à ce moment complètement aqueux. Quant aux particules subsistantes de l'enchylema, elles subissent une dégénérescence graisseuse.

Matruchot a observé la même structure chez divers Mortiérellées, mais au contraire il n'a jamais obtenu dans les autres Champignons qu'une structure réticulée.

L'auteur serait disposé à admettre que la coloration est obtenue sur le vivant et il cite à l'appui de cette manière de voir les travaux de Henneguy qui ont montré que le brun de Bismarck est capable de colorer le noyau et le cytoplasme des Infusoires à l'état vivant. Matruchot ne croit pas d'ailleurs que la structure qu'il a observé soit le résultat de l'action nocive de la Bactérie sur le Champignon.

B. Structure du cytoplasme des levures. — Citons encore quelques travaux récents sur la structure du cytoplasme des levures.

Ottolenghi, en traitant des levures par la méthode de Golgi a observé dans le cytoplasme 1^o des grains irrégulièrement disposés et surtout groupés aux voisinage des pôles de la cellule, 2^o des éléments plus gros, réunis les uns aux autres par des tiges droites ou courbées, 3^o de fines granulations réunies entre elles par de minces filaments, dont l'ensemble forme dans le cytoplasme une sorte de réseau. L'auteur ne se prononce pas d'une manière définitive sur l'interprétation de cette structure qu'il semble cependant disposé à rapprocher de l'apparato reticulare interno, décrit par Golgi dans les cellules des Mammifères. Ces granulations nous semblent se rattacher aux formations que nous décrirons plus loin sous le nom de „grains basophiles“.

Enfin tout dernièrement, Henneberg s'est attaché à décrire tous les détails de la structure cytoplasmique à l'état vivant et après fixation d'un très grand nombre de levures industrielles.

B. Noyau et sa division.

A. Caractères généraux. — Le noyau des Champignons n'est généralement pas visible sans coloration, aussi est-il resté longtemps méconnu. Ce n'est que grâce aux progrès relativement récents de la technique cytologique qu'il a pu être mis en évidence. C'est en 1879 qu'il fut différencié pour la première fois par Schmitz à l'aide de coloration à l'hématoxyline. Il a été retrouvé bientôt après par Strasburger, Sadebeck, Fisch, Rosenvinge dans les Champignons les plus divers.

Ce noyau présente les caractères des noyaux ordinaires des végétaux supérieurs. On y distingue un nucléoplasme incolore limité par une membrane colorable, un nucléole et de la chromatine sous forme d'un fin réseau ou de petits grains très difficiles à mettre en évidence dans les cas où le noyau est très petit comme cela arrive généralement dans le mycélium végétatif. Nous ne passerons pas ici en revue tous les travaux qui ont été fait sur le noyau des Champignons, ce qui nous entraînerait beaucoup trop loin. Nous ne citerons que les plus récents et les plus importants.

Parmi ceux-ci signalons les recherches de Lagerheim qui a fait connaître la cytologie des Monoblépharidées et a montré que le thalle de ces Champignons est continu comme celui des Mucorinées et renferme de nombreux noyaux.

L'étude des Entomophthorées a été précisée par les travaux de Cava, Gallaud (2) et surtout de Olive (2 et 3). Ces auteurs sont d'accord pour constater que les cellules de ces Champignons peuvent être selon les espèces uninucléées ou plurinucléées: il en est de même des conidies.

Dangeard (9) s'est attaché à observer la cytologie du *Myzocyttium vermicolum* et de l'*Ancylistes Closterii*.

Dans une série de recherches récentes, Faull (2 et 3), a entrepris l'étude cytologique des Laboulbaniacées, qui n'avait pas encore été abordée: selon cet auteur, les cellules du thalle renferment presque toujours un seul noyau; cependant les cellules les plus grosses peuvent en contenir plusieurs.

Citons encore les recherches de Moreau sur le noyau des Mucorinées, les recherches de Ruhland, Maire, Nichols etc. sur le noyau des Basidiomycètes, celles de Lutman et de Rawitser sur celui des Ustilaginées, les nôtres sur le noyau des Endomycétacées;

nous analyserons ces divers travaux à propos de la division nucléaire et de la sexualité.

Gallaud (1), Burgeff et Schwartz ont différencié le noyau des Mycorrhizes.

Enfin tout récemment, Péneau (2) a décrit le noyau de *Sporotrichum Beurmanni*: ce noyau lorsqu'il est bien différencié présente la structure ordinaire des noyaux des Champignons avec un caryoplasme et un caryosome.

Eriksson, en collaboration avec Tischler, a cherché, à étayer sa théorie du mycoplasme, qui reste toujours problématique, par une étude cytologique. Il décrit dans le mycoplasme de petits corps sphériques entourés d'une auréole claire qu'il considère comme les noyaux du mycoplasme. Mais cette interprétation fut tour à tour combattue par Zach et Beauverie (3) qui n'admettent pas l'existence du mycoplasme. Pour Zach, les noyaux de Eriksson ne seraient pas autre chose que des „corps d'excrétion“ du Champignon. Beauverie admet que ce sont des corpuscules métachromatiques qui se trouveraient disséminés dans la cellule de l'hôte par suite de la dégénérescence des filaments mycéliens du parasite.

a) Noyau des levures. Une question est restée longtemps controversée, c'est celle du noyau des levures, et ce n'est que récemment qu'elle a pu être élucidée. Aussi insisterons nous d'une manière particulière sur le noyau des levures.

Pendant que les progrès de la technique histologiques avait permis d'étudier la structure de la plupart des Champignons et de constater chez tous la présence d'un noyau, les levures jusqu'il y a une dizaine d'année paraissaient échapper à la loi générale et ne pas renfermer de noyau ou tout au moins de noyau comparable à celui des autres cellules. Malgré de très nombreux travaux publiés pendant une vingtaine d'année, la question des noyaux des levures était restée très controversée. La plupart des auteurs qui avaient abordé cette question n'étaient arrivés qu'à des résultats contradictoires. Deux opinions avaient cours: un certain nombre d'auteurs considéraient les levures comme constituées d'un mélange de cytoplasme et de nucléine sans véritable noyau. D'après eux, la nucléine se différencierait parfois dans le cytoplasme sous forme de granulations colorables. A cette opinion se rangeaient Brücke, Krasser, Hieronymus, Roncali, Eisenhitz, Macallum, Raum, etc. D'autres observaient, au contraire, dans chaque cellule, un corps sphérique qu'ils prenaient pour le noyau. Les partisans du noyau comptaient: Schmitz, Hansen, Strasburger, Zacharias, Henneguy, Kunstler, Möeller, Buscalioni, Dangeard, Bouin, Janssens et Leblanc etc. Cependant ces derniers ne s'accordaient pas tous sur ce qu'ils considéraient comme le noyau. Pour Janssens et Leblanc,

par exemple, le noyau avait un aspect vacuolaire et présentait une structure très différenciée, alors que la plus part des autres le décrivaient comme un corps homogène. Wager (3), dans un travail très précis, parut un moment résoudre la question en conciliant les deux théories. Cet auteur décrivait chez les levures :

1° Une vacuole remplie de granulations chromatiques (granulations chromatiques des auteurs) laquelle avait été prise pour le noyau par Janssens et Leblanc.

2° Un corps sphérique et homogène (noyau des auteurs) toujours accolé à la vacuole, et qu'il assimilait à une nucléole. Il considérait l'ensemble de cette vacuole remplie de granulations chromatiques et de ce nucléole excentrique comme le noyau des levures, lequel représentait pour lui un stade primitif du développement phylogénétique du noyau. Le fait que dans le bourgeonnement la vacuole et le nucléole se divisent simultanément était en faveur de son opinion.



Fig. 2. Cellules de levures au début de la fermentation, montrant leur noyau (n) et leur vacuole remplie de corpuscules métachromatiques (cm). La fig. 3 montre un stade de bourgeonnement avec division du noyau et de la vacuole. — 2 à 5 *Saccharomyces cerevisiae*. 5 *Saccharomycodes Ludwigi*. (Fixation au picroformol et coloration à l'hémalum) (d'après Guilliermond).

Nous (2, 3, 6 et 9) avons repris la question en 1901—1903 sur un très grand nombre d'espèces de levures que nous avons étudiées comparativement à des moisissures (*Sterigmatacystis nigra*, *Oidium lactis*, *Dematium*, Ustilagnées), dont quelques-unes (*Dematium* et Ustilagnées) présentaient dans leur développement des formes-levures absolument comparables morphologiquement aux véritables levures. Grâce à ces recherches, nous avons montré que l'interprétation de Wager est inexacte, que les levures présentent un noyau typique et que leur structure ne diffère pas de celle des autres Champignons. On y observe, en effet, une ou plusieurs vacuoles, indépendantes du noyau, et les granulations qu'elles renferment ne sont pas autre chose que des grains de sécrétion tels que l'on en rencontre dans beaucoup de cellules (fig. 2). Nous avons montré que ces granulations correspondent aux corpuscules métachromatiques décrits dans les Bactéries par Babès et aux grains rouges observés dans les Cyanophycées par Bütschli. Nous les décrirons plus loin en parlant des produits de différenciation du cytoplasme. Quant au nucléole de Wager, il représente

bien comme le pensaient certains auteurs un véritable noyau; en effet, à l'encontre de Wager, il possède une structure nettement différenciée avec nucléohyaloplasme limité par une membrane, nucléole et granulations chromatiques disséminés dans le nucléoplasme, mais le plus souvent accolés à la membrane; celles-ci sont parfois extrêmement fines et très difficiles à apercevoir (fig. 4). Le noyau est souvent, mais pas constamment, dans le voisinage de la vacuole. Enfin pendant le bourgeonnement, la vacuole peut se diviser et envoyer une vacuole-fille dans le jeune bourgeon, mais on ne saurait trouver dans ce fait aucun argument au faveur de la nature nucléaire de cette vacuole.

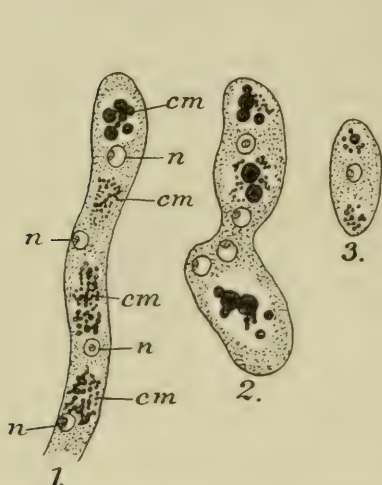


Fig. 3. *Dematium species*. 1. Filament mycélien. 2. Forme levure en voie de germer en filament. 3. Forme-levure, *n* noyau, *cm* corpuscules métachromatiques. (Fixation au picroformol et coloration à l'hémalum) (d'après Guilliermond).



Fig. 4. Levure de Johannisberg II. — Cellules au début du développement. Le noyau apparaît avec une structure différenciée. Dans quelques cellules, il est en voie de division par amitose. Les corpuscules métachromatiques ne sont pas colorés. (Fixation au picroformol et coloration à l'hématoxyline ferrique) (d'après Guilliermond).

Nous avons rencontré d'ailleurs une structure analogue à celle des levures dans les moisissures que nous avons examinées (fig. 3). On y observe en effet, dans chaque article, des vacuoles remplies de corpuscules métachromatiques et de noyaux, au nombre de plusieurs par article, offrant une structure identique à celui des levures. Quelques-unes de ces moisissures présentent dans leur développement des stades à formes-levures; ces dernières ne diffèrent en aucune façon, par leur structure, des véritables levures: elles renferment un seul noyau. Parfois cependant, dans certaines formes-levures très grosses de *Dematium*, nous avons constaté la présence de plusieurs noyaux.

Ces résultats ont été confirmé par un certain nombre d'auteurs: Rayman et Kruis, Barker(2), Feinberg, Marpman, Janssens et Mertens, Swellengrebel et Fuhrmann, qui admettent l'existence d'un noyau analogue à celui que nous avons décrit. Janssens cependant paraît confondre dans certains cas le noyau et la vacuole.

Plus récemment, Kohl dans son livre „Die Hefepilze“ donne quelques renseignements sur la cytologie des levures. Il constate une structure analogue à celle que nous avons observée: seulement, selon cet auteur, le noyau ne renfermerait pas de nucléole et le corps que nous avons décrit comme tel serait autre chose qu'un cristalloïde de protéine.

Dans un travail plus récent, nous (20) avons discuté l'opinion de Kohl et montré que le noyau des levures est bien pourvu d'un nucléole. Ce corps a parfois une forme irrégulière; tantôt il présente l'aspect d'un croissant accolé à la membrane du noyau, tantôt il est réuni à des trabécules de la charpente chromatique qui viennent s'appliquer contre lui et lui donnent une forme un peu étoilée. Mais en aucun cas il n'offre l'aspect d'un cristalloïde; il présente tout à fait les caractères d'un nucléole et il est illégitime de le considérer autrement.

Wager et Peniston ont tout dernièrement repris la question du noyau des levures et sont revenus à l'ancienne conception de la vacuole nucléaire soutenue autrefois par l'un d'eux. Ils admettent l'existence d'un noyau formé d'une vacuole nucléaire remplie de granulations chromatiques, et d'un nucléole homogène souvent entouré de grains de chromatine plus colorables, qui donnent parfois à ce dernier l'apparence d'une structure. Les corpuscules métachromatiques, selon eux, seraient surtout localisés dans le cytoplasme et ce n'est qu'exceptionnellement qu'on en rencontrerait dans la vacuole nucléaire. Enfin la chromatine pourrait à certains stades, se diffuser dans tout le cytoplasme, notamment pendant période active de la fermentation et pendant la sporulation. A ce moment le cytoplasme devient très chromophile, ce qui prouve qu'il renferme de la chromatine, et en outre il peut contenir des granulations chromatiques. Les réactions de Macallum semblent démontrer l'existence de nucléine dans le cytoplasme de même que dans la vacuole.

En présence de cette divergence de vue, nous (21) nous sommes donc cru obligé de reprendre nos observations sur la cytologie des levures. Nos nouvelles observations qui ont porté surtout sur le *S. cerevisiae*, nous ont amené à confirmer entièrement nos premiers résultats. Nous avons démontré que l'opinion soutenue par Wager et Peniston est absolument insoutenable.

En effet la prétendue vacuole nucléaire de Wager fixe les colorants vitaux. Si l'on place des cellules vivantes de levures, prélevées au début de la fermentation dans une solution très diluée de rouge neutre, on constate que le noyau et le cytoplasme restent

absolument incolores. Le colorant se localise uniquement dans la vacuole qu'il colore d'une manière diffuse et se fixe sur les corpuscules métachromatiques contenus dans cette vacuole; ces corpuscules prennent alors une coloration d'un beau rouge. Contrairement à l'opinion de Wager et Peniston, ces corps sont donc à peu près exclusivement localisés dans les vacuoles et les résultats de Wager et de Peniston ne peuvent être attribués qu'à l'action d'une fixation défectueuse. Le noyau et le cytoplasme ne se colorent qu'après la mort de la cellule. Or il est actuellement admis que sauf exceptions très rares les vacuoles sécrétrices et les grains de sécrétion sont seuls susceptibles de prendre les colorants pendant la vie cellulaire.

En outre le nucléole de Wager présente, comme nous l'avions déjà démontré, s'il est convenablement fixé et coloré, une structure très nettement différenciée avec charpente chromatique, nucléole et membrane colorable. Il est identique à celui des autres Champignons. C'est donc la preuve indiscutable que ce corps n'est pas un nucléole comme le pensent Wager et Peniston, mais représente bien un noyau.

Nous avons retrouvé dans le cytoplasme des grains colorables ressemblant à de la chromatine que nous avons désigné sous le nom de grains basophiles et dont nous reparlerons plus loin. Ces corps sont souvent disposés autour du noyau, mais il est facile de les distinguer de cet organite. Ils sont absolument indépendants du noyau et doivent-être considérés comme des grains de sécrétion, peut-être en rapport avec la fermentation alcoolique.

Sulc dans les levures symbiotes des Insectes a observé également un noyau avec structure différenciée et une vacuole avec corpuscules métachromatiques.

Pénau (1) de son côté, est arrivé à des résultats analogues avec l'étude des formes-levures de l'*Endomyces albicans*. Il décrit un noyau à structure différenciée, une ou plusieurs vacuoles renfermant des corpuscules métachromatiques, et un cytoplasme rempli de grains basophiles. Enfin plus récemment, Henneberg a décrit un noyau analogue à celui que nous avons observé dans un grand nombre de levures industrielles.

La question du noyau des levures est donc aujourd'hui absolument résolue et ne laisse plus subsister la moindre obscurité.

b) Fusions nucléaires dans les cellules végétatives. — Des fusions nucléaires sans caractère sexuel ont été observé plusieurs fois dans des cellules végétatives des Champignons. Masee a montré que dans un Ascomycète, l'*Hypomyces perniciosus*, les cellules des conidiophores sont toujours binucléées et que les deux noyaux se fusionnent dans les conidies qui en résultent. Le phénomène est resté sous explication. Masee, Maire (2) et Brown (2) ont signalés l'existence de fusions nucléaires dans les cystides des Basidiomycètes et dans cer-

taines cellules nutritives des périthèces des Ascomycètes. D'autre part, Fraser (2) a décrit dans les asques de *Humaria rutilans* des fusions entre les noyaux résultant de la division du noyau secondaire. Les mêmes phénomènes ont été retrouvés par nous dans la même espèce et dans *Feziza Catinus*. Ces fusions ne se produisent que dans les asques qui n'arrivent pas à maturité. Ils sont suivis de la dégénérescence de l'asque et ont par conséquent un caractère pathologique. Enfin Moreau a constaté chez les Mucorinées des fusions nucléaires dans la columelle des sporanges de *Rhizopus nigricans*. Tous ces phénomènes atteignent surtout les noyaux en voie de dégénérescence et souvent le noyau qui en résulte dégénère rapidement. Ils sont comparables aux fusions nucléaires qui ont été décrites par Strasburger, Ernst, Rosenberg et Bonnet dans les cellules végétatives des Phanérogames. Leur rôle est encore émigmatique.

c) Attitude du noyau pendant la croissance des cellules. — Dans un travail déjà ancien von Iswanffi a montré que le noyau joue un rôle dans la ramification des hyphes. Dans les phases qui précède la formation d'un rameau, il se place à l'endroit où naître le rameau. Guéguen (1) a constaté des fait de même ordre dans la germination des conidies de *Penicillium glaucum*: il a vu les noyaux émigrer aux extrémités du tube germinatif à l'endroit où s'effectue la croissance.

Ce rapport entre le noyau et la croissance n'a pu être retrouvé dans d'autres Champignons. Maire (9) constate que dans les formes-levures de Basidiomycètes, ce n'est que lorsque le bourgeon est bien développé que le noyau de la cellule-mère se divise. De même dans les basides, les spores sont souvent presque entièrement formées avant que son noyau ne s'y introduise. Enfin dans les cellules végétatives des mêmes Champignons, les noyaux se tiennent généralement éloignés des extrémités en voie de croissance.

Nous (5) avons constaté les mêmes faits dans le bourgeonnement des levures: pendant le bourgeonnement, le noyau conserve toujours la position qu'il occupait auparavant, même s'il est à l'extrémité opposé au jeune bourgeon. Ce n'est que lorsque le bourgeon est presque entièrement formé qu'il commence à se diviser.

B. Division nucléaire. — a) Mitose. — La mitose a été observée dans un grand nombre de Champignons. Elle présente toujours le caractère d'une mitose primitive.

La plus primitive que l'on connaisse est celle qui a été observée récemment par Olive (2 et 3) dans l'*Empusa Aphidis* et l'*Empusa sciarae*, au moment de la formation des conidies. Elle se manifeste d'abord par un changement de forme du noyau qui devient ovale ou prend souvent l'aspect d'un haltère. En même temps, on voit apparaître à l'intérieur de la membrane nucléaire une série de fibrilles parallèles les unes

aux autres qui convergent aux deux pôles du noyau, autour d'un centrosome intranucléaire (fig. 5). Le centrosome montre un centre incolore et une partie périphérique très colorée. Les fibrilles semblent constituées par une substance fondamentale lininienne renfermant une grande quantité de chromatine: par leur contraction, elles distribuent la chromatine entre les deux pôles. Il n'y a pas à proprement parler la plaque équatoriale. La membrane nucléaire persiste pendant toute la durée du phénomène, ce n'est qu'à la télophase qu'elle commence à se résorber. Olive rapproche avec raison cette mitose très primitive de celle qui a été décrite chez certains Infusoires.

Dans une autre Entomophthorées, le *Basidiobolus* (*B. ranarum*, *lacertae* et *myxophilus*), la mitose est beaucoup plus différenciée. Elle



Fig. 5. Stades successifs de la mitose d'*Empusa sciaræ* (d'après Olive).

est connue depuis longtemps grâce aux recherches de Flairchild, vérifiées ensuite par Raciborski, Voycicki, Loewenthal et Fries(1).

Olive (4) a repris récemment l'étude de ces mitoses et a pu vérifié la plupart des processus décrits par Flairchild, Raciborski, Voycicki et Loewenthal. Voici d'après des différents auteurs comment s'effectuent ces mitoses aussi bien dans les cellules végétatives que dans la zygospore: A l'état de repos le noyau renferme un gros nucléole et un réseau chromatique. Lors de la division, le nucléole disparaît et semble servir à constituer les fibrilles du fuseau achromatique, puis le réseau chromatique se tronçonne en chromosomes (fig. 6). Ceux-ci se placent au milieu d'un fuseau achromatique formé tout entier à l'intérieur de la membrane nucléaire, qui ne se résorbe qu'après l'apparition de ce fuseau. Ils constituent

ainsi une plaque équatoriale. Ces chromosomes se présentent sous forme de petites granulations; ils sont très nombreux, Flairchild en compte au moins 20. Olive les estime à environ 60. Le fuseau achromatique se termine à chaque pôle par un centrosome en forme de disque ou de croissant entouré d'une masse granuleuse d'archoplasme d'où partent des radiations astériennes. La division des

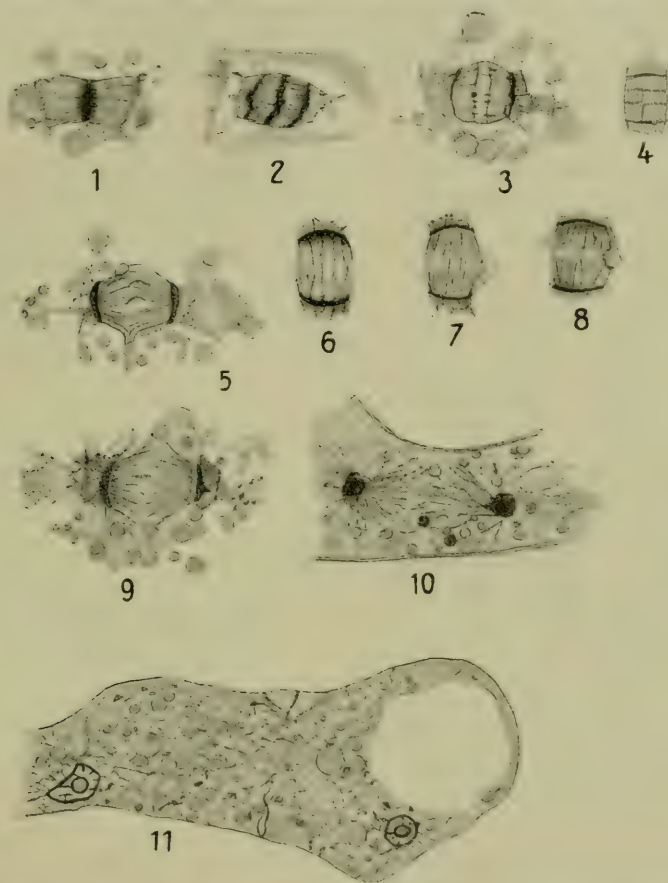


Fig. 6. Divers stades de la mitose des filaments végétatifs du *Basidiobolus*. 1 et 2 Plaque équatoriale. 3 et 4 Anaphase. 5 à 10 Télaphase. 11 Formation de la cloison transversale après reconstitution des deux noyaux-fils et disparition du fuseau achromatique (d'après Olive).

chromosomes n'a pu être observée. A l'anaphase, les chromosomes émigrent aux pôles; puis à la télaphase, le fuseau se coupe en deux à l'équateur et un espace hyalin apparaît entre les deux demi-fuseaux ainsi formés. Cette zone hyaline disparaît ensuite et les noyaux-fils se constituent pendant que les restes du fuseau achromatique se résorbent.

Dans les Péronosporées, les mitoses ont été décrites par Wager (1), Berlese, Stevens (1 à 3), Ruhland (2), Rosenberg et plus récemment par Krüger.

D'après ces différents auteurs, elles s'effectuent à l'intérieur de la membrane nucléaire qui ne se résorbe qu'à la fin du phénomène. Le nucléole persiste jusqu'à la fin de la télophase. Il n'a pas été observé de centrosomes. Les chromosomes sont tellement petits qu'il n'a pas été possible de les compter d'une manière précise. Wager (1) en compte

de 12 à 16 dans l'oogone d'*Albugo candida*. Berlese trouve le même nombre dans l'oogone de l'*Alb. portulacae*: il observe 32 chromosomes dans les mitoses qui suivent la fécondation et retrouve le nombre de 16 pendant la germination de l'oospore. Krüger constate aussi environ 16 chromosomes dans la première mitose



Fig. 7. 1 Mitose des Saprolegniées. 1 Dans l'oogone de *Saprolegnia monoica* (d'après Claussen). 2 Mitose de l'oogone de *Pythium de Baryanum* (d'après Miyake).

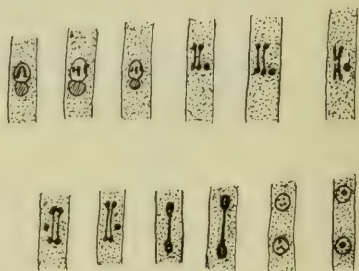


Fig. 8. Stades successifs de la mitose dans *Ancylistes Closterii* (d'après Dangeard).

du noyau de copulation de l'oosphère d'*Alb. candida* et de *Peron. Ficaridae*.

La mitose a été observée dans les Saprolegniées dans les gamétanges et dans le mycélium végétatif par Trow (1, 2 et 3), Hartog (1 et 2), Davis (3), Miyake et Claussen (3). Elle présente tout à fait les mêmes caractères que celle de Péronosporées. La membrane nucléaire et le nucléole persistent pendant tout le phénomène. Claussen a pu mettre en évidence des centrosomes entourés de radiations dans *Saprolegnia monoica* (fig. 7).

Le nombre des chromosomes est difficile à compter. Hartog décrit 4 chromosomes dans les mitoses de l'oogone d'un *Saprolegnia*.

Trow (3) en compte 4 dans l'oogone d'*Achlya americana*. Dans *Achlya de Baryana* et *Achl. polyandra*, le même auteur (4) observe 8 chromosomes à la première mitose de l'oogone et 4 à la seconde. Davis (3) retrouve 4 chromosomes dans *Saprolegnia mixta*. Miyake en distingue 4 dans l'oogone de *Pythium de Baryanum*.

Dangeard (9) a observé dans le thalle d'un *Ancylistes* (*Anc. Closterii*) une mitose assez différente de celle-ci. Le noyau à l'état de repos offre un gros nucléole et de petits karyosomes. La mitose s'annonce par une augmentation de volume du nucléole qui gagne la périphérie du noyau et finit par devenir extérieur à celui-ci (fig. 8). Pendant ce temps, les karyosomes font place à une sorte de cordon recourbé en arc qui représente le spirème celui-ci se tronçonne en 2 chromosomes. Le fuseau apparaît à ce moment et le nucléole se place à l'un de ses pôles où il prend l'aspect d'un croissant. Les 2 chromosomes se divisent et leurs moitiés émigrent aux deux pôles où se constituent les deux noyaux-fils. Pendant ce temps, le nucléole se résorbe.

Les mitoses de Mucorinées offrent des caractères voisins

des précédentes. Elles ont été pressenties par Léger et décrites par Hartmann (1), mais c'est presque exclusivement aux travaux récents de Moreau (1) qu'on en doit la connaissance précise. Cet auteur les a observé dans le mycélium et les zygosporos de diverses espèces de *Mucor* et de *Rhizopus*. Le noyau à l'état de repos renferme un gros nucléole; parfois il présente un centrosome situé près de sa membrane, sur la face de celle-ci.

Au début de la division, la membrane nucléaire et le nucléole se résorbent (fig. 9). Le stade de la plaque équatoriale montre un fuseau étroit terminés à ses deux extrémités par un centrosome. On compte

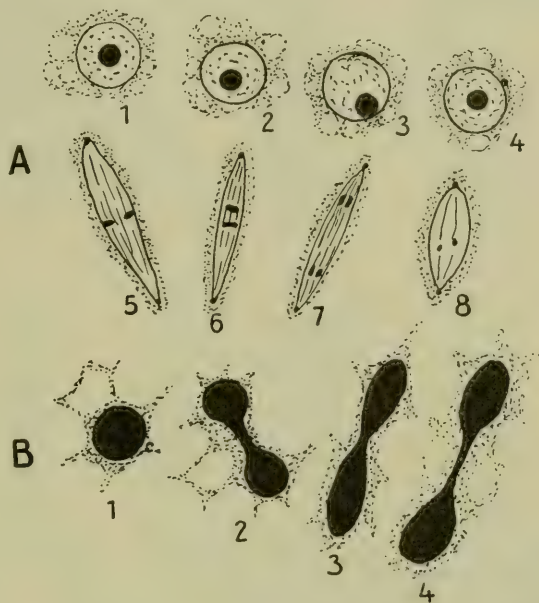


Fig. 9. A. *Mucor* species. 1 à 4 Noyaux à l'état de repos. 5 à 8 Premiers stades de la mitose, dans un filament. B. *Rhizopus* species. 1 Noyau de la columelle, à l'état de repos. 2 à 4 Amitoses dans la columelle (d'après Moreau).

sur la plaque équatoriale 2 chromosomes: chacun se dédouble et, au stade ultérieur, on trouve 4 chromosomes se dirigeant deux par deux vers les centrosomes.

On retrouve dans les Basidiomycètes des mitoses qui diffèrent peu des précédentes, mais qui sont beaucoup mieux connues. C'est dans la baside des Autobasidiomycètes et dans le promycélium des Urédinées, où le noyau est relativement gros qu'elles ont été surtout observées.

Dans les Urédinées, la mitose a été décrite par Poirault et Raciborski et surtout précisée par Sappin-Trouffy et Juel(2). Elle

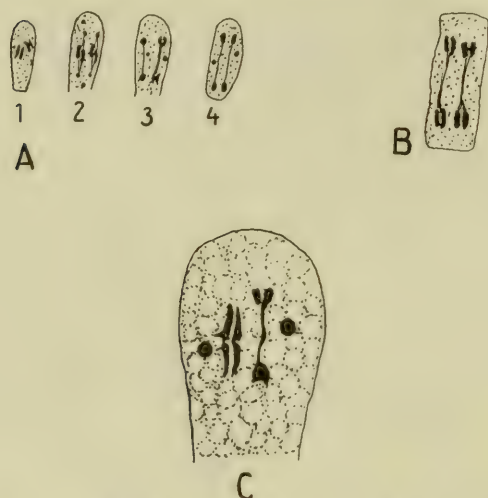


Fig. 10. A. 1 à 4 Divers stades de la mitose conjuguée dans les cellules-mères des basides de *Lycopodon piriforme*. B. Mitose conjuguée d'une cellule du sous-hyménium d'*Hygrophorus lucorum*. C. Mitose conjuguée d'une cellule-mère de téléospore de *Puccinia Liliacearum* (d'après Maire).

a été reprise ensuite par Maire (2). Les résultats de ces trois derniers auteurs sont assez concordants. Dans les mitoses du promycélium, le fuseau est nettement visible et paraît être d'origine cytoplasmique, car jamais on ne le voit se former complètement à l'intérieur de la membrane intacte. La membrane et le nucléole se résorbent dès le début de la prophase. Les chromosomes sont au nombre de 2 dans toutes les espèces. Il n'y a pas de centrosomes visibles.

Les mitose du mycélium végétatif, ne laissent pas distinguer de fuseau.

En outre, dans les cellules binucléées, la mitose est dite conjuguée, c'est-à-dire, que les deux noyaux, se divisent côte à côte et simultanément (fig. 10). Chacun offrent 2 chromosomes. Toutefois, la question du nombre des chromosomes n'est pas encore entièrement élucidée et des recherches plus récentes n'ont pas confirmé les résultats des auteurs précédents. Holden et Harper ont compté dans le promycélium de *Coleosporium Sonchi arvensis* à 6 à 10 chromosomes. De son côté, Blackman dans le promycélium de *Phrag. violaceum* observe environ 10 chromosomes à la première mitose. D'après cet auteur, les deux chromosomes observés par Maire, ne seraient pas de véritables chromosomes, mais de masses chromatiques constituées

de plusieurs chromosomes plus ou moins réunis entre eux (fig. 11. Les vrais chromosomes n'apparaîtraient distinctement que dans la première mitose. Christman (1), Olive (4) et Dittschlag semblent se ranger à cet avis. En outre, ces botanistes sont parvenus à différencier des centrosomes et des asters qui n'avaient été observés par aucun des auteurs précédents. La question des chromosomes n'est donc pas encore résolue. Cependant Maire attribue ces résultats à l'existence dans la première mitose qui est hétérotypique d'un double partage des chromosomes. Nous reviendrons sur cette question à propos de la sexualité.

Les mitoses des Autobasidiomycètes sont plus connues. C'est Dangeard, puis Wager qui l'ont observé pour la première fois, mais c'est Juel (1 et 2) et surtout Maire (2 et 5) qui l'ont étudiées avec précision.

La première mitose de la baside présente des caractères particuliers que nous laisserons de côté ici sur lesquels nous reviendrons plus tard: elle est hétérotypique.

Elle s'effectue exactement comme dans les Urédinées. La mem-

brane se résorbe dès le début de la prophase ainsi que le nucléole. On constate souvent que, lorsque la mitose est apicale, le noyau, au moment où il entre en prophase, est attiré vers une sorte de *nebenkern*, masse archophasmique qui s'est formée au sommet de la cellule et qui semble fournir la plus grande partie des matériaux des fibrilles achromatiques. Le fuseau est surtout d'origine cytoplasmique. Il est limité à chaque pôle par un centrosome entouré de fibrilles archophasmiques. Selon Maire, les centrosomes auraient une origine nucléolaire: en effet, lorsque le centrosome initial apparaît, il est souvent relié par un mince filet au nucléole. Le nombre des chromosomes est toujours de 2.

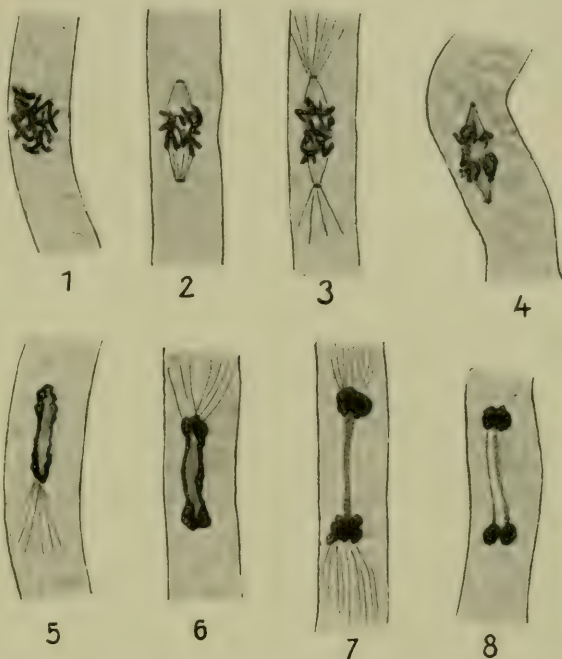


Fig. 11. Diverses stade de la mitose dans le promycélium de *Phragmidium violaceum* (d'après Blackman).

Les divisions des cellules binucléées du mycélium végétatif s'accomplissent par mitoses conjuguées (fig. 10) comme dans les Urédinées et présentent des phénomènes analogues à ceux des mitoses de la baside, mais moins nets; le nombre des chromosomes est aussi de 2.

Petri a observé dans la première mitose de la baside d'*Hydnangium carneum* 5 à 6 chromosomes, mais ce résultat est contesté par van Bambeke (3) qui compte dans la même espèce 2 chromosomes. Toutefois Wager a récemment observé 4 chromosomes dans les mitoses conjuguées de *Mycena galericulata*. Mais les résultats de Maire ont été entièrement confirmés par les travaux récents de Fries (3) dans les mitoses des basides de *Nidularia pisiformis*, ainsi que par ceux de Kinep et Poirault (2) dans diverses espèces.

Les mitoses des Ascomycètes supérieurs ont fait l'objet d'un nombre considérable de travaux et l'on peut dire que ce sont aujourd'hui les mieux connues des mitoses des Champignons. Les recherches se sont presque uniquement localisées dans les mitoses de l'asque: les dimensions considérables de cette cellule et de son noyau permettent en effet mieux que partout ailleurs de suivre la division nucléaire dans tous ses détails. Dans le mycélium végétatif, au contraire, la petitesse du noyau n'a généralement pas permis jusqu'ici de suivre la division nucléaire.

Les premières observations sont dues à Gjurasin qui a décrit les mitoses de l'asque de *Pustularia vesiculosa*. Mais ce sont surtout les travaux de Harper (2, 4, 7 et 9), les nôtres (10, 11 et 23), celles de Maire (4) et celles de Faull (1 et 3) qui ont précisées cette étude.

Les résultats de Harper, Maire, Faull et les nôtres sont suffisamment concordants pour que nous puissions les décrire ensemble. Les mitoses des Ascomycètes, d'après ces résultats, appartiennent au même type que celles des Péronosporées et des Saprolegniées. Elles s'effectuent entièrement dans l'intérieur de la membrane nucléaire dont la paroi ne se résorbe qu'à la fin de la télophase. Le noyau à l'état de repos renferme un gros nucléole et un réseau chromatique formé de linine et de granulations chromatiques. Au début de la prophase, on voit se former au milieu ou sur un côté du noyau un groupe de granulations chromatiques, entourées de quelques brides de linines: ce sont les chromosomes. Bientôt la linine disparaît complètement et on voit se former un fuseau traversant le noyau suivant son axe longitudinal. Celui-là se termine à chacun de ses pôles par un centrosome homogène d'où partent les radiations astériennes. Les chromosomes se placent alors au milieu du fuseau en une plaque équatoriale (fig. 68 et 69). A la métaphase, ils se dédoublent chacun et les chromosomes-fils qui résultent de cette division vont se placer aux deux pôles du fuseau. L'ascension des chromosomes ne s'accomplit

pas simultanément et l'on observe des stades de fin de métaphase où les chromosomes se trouvent disséminés sur toute la longueur du fuseau. La première division présente les caractères d'une mitose hétérotypique, aussi laisserons-nous de côté tout ce qui concerne les processus de formation et de division des chromosomes dont nous parlerons en étudiant la sexualité des Ascomycètes. Une fois parvenus à chacun des pôles, les chromosomes ne tardent pas à se souder les uns aux autres : ils constituent alors à chacune des extrémités du fuseau, un peu au-dessous du centrosome, une plaque chromatique plus ou moins homogène. Le fuseau achromatique s'allonge alors considérablement amenant la rupture de la membrane nucléaire et écartant les deux plaques chromatiques qui se reconstituent bientôt en deux noyaux-fils et forment chacun un nucléole. Le nucléole du noyau-père persiste pendant tout le phénomène, et même après la formation des noyaux-fils. Ce n'est que lorsque ceux-ci entrent en mitose qu'ils commencent à se désagréger en petits grains et à se dissoudre. Son rôle est donc énigmatique.

Les détails de la formation du fuseau achromatique, ainsi que l'origine du centrosome et de son aster sont encore discutés. D'après Harper, Maire, Sands et nous, on observe au début de la prophase un centrosome d'où partent une série de fibrilles achromatiques intranucléaires qui rayonnent du côté des chromosomes situés au milieu du noyau. Ce centrosome se divise ensuite en 2 centrosomes-fils autour de chacun desquels se groupe un faisceau de fibrilles achromatiques. A ce moment, les deux centrosomes, étant tout près l'une de l'autre, les deux faisceaux de fibrilles constituent deux demi-fuseaux presque parallèles. Bientôt, les centrosomes s'écartent l'un de l'autre et se placent aux deux pôles du noyau pendant que les deux demi-fuseaux se soudent par le milieu et constituent le fuseau achromatique longitudinal tel qu'il s'observe au stade de la plaque équatoriale. Seulement les auteurs ne s'accordent pas sur l'origine du centrosome et l'aster.

Pour Harper, le centrosome se rencontre dans certaines espèces à la périphérie du noyau à l'état de repos ; il est donc permanent, tandis que dans d'autres il n'apparaît qu'au début de la mitose. En outre, il est extranucléaire et situé sur la face externe du noyau. Il est entouré d'un aster qui se divise avec le centrosome de telle sorte que les deux centrosomes s'écartent l'un de l'autre avec chacun leur aster. Sands a montré également que, dans *Microsphaera alni*, le centrosome est un organite permanent qui se rencontre aussi bien autour des noyaux au repos des hyphes ascogènes et des asques que pendant la mitose. Enfin le même auteur, le considère comme extranucléaire et se range à l'opinion de Harper pour ce qui constitue la formation des asters. Faull admet aussi, que le centrosome est extranucléaire.

Au contraire, Maire le considère comme intranucléaire. En outre, il observe une formation des asters un peu différente de celle qui est décrite par Harper et Sands. Pour lui, le noyau s'entoure d'irradiations archophasmiques sur toute sa surface, dès le début de la prophase. Lorsque les 2 centrosomes sont venus se placer aux deux pôles du noyau, les radiations qui se trouvent à leur voisinage viennent converger autour d'eux pour constituer les asters, tandis que celles qui occupent les autres régions de la périphérie du noyau disparaissent.

Quant à nous, nous nous sommes montrés plus réservés que Maire sur l'origine du centrosome; sans nier la possibilité que le centrosome ait une origine nucléaire, nous avons fait remarquer que si le centrosome au début paraît souvent logé à l'intérieur de la membrane nucléaire, cela peut tenir à une illusion d'optique, au fait que le centrosome occupe une situation tel qu'il est vu par transparence.

Les recherches plus récentes de Dangeard (10), Fraser et Welsford, Fraser et Brooks, Carruthers, Brooks, Brown, Claussen n'ont fait que confirmer les résultats essentiels des auteurs précédents.

La mitose présente parfois des caractères spéciaux dans certaines espèces: c'est ainsi que dans *Humaria rutilans*, nous avons décrit une mitose qui s'écarte un peu du type précédent. La résorption de la membrane nucléaire est plus précoce et s'opère généralement à la métaphase ou au début de l'anaphase. Enfin, les chromosomes, au lieu d'être réduits à l'état de petits grains, ont une dimension relativement considérable, ils sont presque aussi gros que ceux des mitoses classiques des Phanérogames.

Récemment, Arnaud a observé dans l'asque d'une *Fumagine*, (*Capnodium meridionale*) des mitoses qui présentent des caractères un peu intermédiaires entre celles des Basidiomycètes et celles des autres Ascomycètes. Dans ces mitoses, la membrane nucléaire ainsi que le nucléole se résorbent dès le début de la prophase.

Il résulte de toutes les recherches que nous venons d'énumérer que le nombre des chromosomes est variable d'une espèce à l'autre, contrairement à l'opinion accréditée par certains auteurs qui pensaient que toutes les espèces d'un même groupe de Champignons devaient avoir le même nombre de chromosomes. On a trouvé, selon les espèces, 2, 4, 5, 8, 10, 16 chromosomes. C'est là un fait définitivement établi qui résulte surtout de nos recherches.

La mitose est peu connue dans les Ascomycètes inférieurs, elle a été décrite autrefois par Sadebeck et Fisch dans l'asque de diverses Exoascées. Plus récemment Ikeno (1) l'a retrouvé dans *Exoascus cerasi* et *pruni*. Selon cet auteur, la chromatine nucléaire résiderait dans le nucléole. Pendant la première phase de la mitose, le nucléole

perdrait une notable partie de sa substance qui servirait à constituer la fuseau achromatique, tandis que le reste se transformerait en un unique chromosome. A la métaphase, celui-ci se dédoublerait et les 2 chromosomes-fils se répartiraient aux deux pôles. Dans les autres espèces examinées par cet auteur, la division nucléaire s'accomplirait par une sorte d'amitose dont nous parlerons plus loin.

Dans l'asque des levures, Janssens et Leblanc, puis Wager(3) et plus récemment Wager et Peniston ont décrit une mitose. D'après ces deux derniers auteurs, cette mitose serait très primitive et se rapprocherait de celles qu'on observe dans certains Protozoaires: la vacuole nucléaire disparaîtrait et les grains de chromatine contenus dans cette dernière se dissémineraient dans le cytoplasme, puis se grouperaient autour du nucléole. Celui-ci se diviserait par étranglement et les grains chromatiques qui l'entourent se répartiraient en nombre à peu près égaux autour des deux nucléoles-fils pour constituer deux nouveaux noyaux. Au contraire Kohl observe dans l'asque une division amitotique. Nous avons montré à plusieurs reprises (6 et 20) que les observations de Janssens et Leblanc, Wager, Wager et Peniston, pas plus que celles de Kohl, ne sont exactes. Lors de la sporulation, le cytoplasme se remplit de grains basophiles pris par Wager et Peniston pour des grains de chromatine et le noyau devient difficile à observer. Il est impossible de suivre sa division qui se manifeste seulement par des stades à 2, puis à 4 noyaux. Certains aspects du noyau permettent d'admettre cependant que le noyau subit une mitose analogue à celle qu'on observe chez les Ascomycètes supérieurs. En tous cas, aucun fait ne paraît en faveur d'une division amitotique.

Dans l'asque des *Endomyces*, nous avons observé des figures, qui semblent se rapporter à des mitoses. Dangeard a décrit aussi des mitoses dans l'asque de deux Hémiascées, le *Prostacus subuliformis* et le *Dipodascus albidus*.

b) Amitose. — L'amitose paraît très fréquente chez les Champignons et il est très probable que c'est par ce processus que le noyau se divise dans le mycélium végétatif de beaucoup de Champignons. On sait cependant que dans les Saprologniées (Trow), dans les Basidiomycètes (Sappin-Trouffy, Maire etc.) dans les Entomophthorées (Olive) et dans les Mucorinées (Moreau), le noyau se divise presque constamment par mitose dans le mycélium végétatif. On ne constate l'amitose que dans les filaments âgés (Maire (2), Moreau (1)). Dans les Ascomycètes, la mitose n'a guère été observée en dehors des asques que dans les hyphes ascogènes; dans le mycélium végétatif elle n'a été signalée que très rarement. Dangeard (4 et 6) l'a décrite dans *Sphaerotheca Humuli*, Foex (1) dans plusieurs espèces d'Erysiphacées, et Faull (3) dans les Laboulbéniciées.

Partout ailleurs, la division nucléaire est rendue très difficile à observer par suite la petitesse du noyau. Elle a été observée par Guégen (1) dans le *Sterigmatocytis auricoma* et dans le *Penicillium glaucum*. Dans ces deux Champignons, l'auteur décrit le noyau à l'état de repos comme une vésicule nucléoplasmique avec un gros corps nucléoliforme. Il considère ce dernier comme représentant la chromatine du noyau et lui donne le nom de chromoblaste. Enfin souvent, il trouve à côté du noyau un corps plus petit qui lui paraît être un centrosome. Dans le *St. auricoma* la division nucléaire est représentée par des figures où le noyau revêt la forme d'un biscuit avec un chromoblaste aux deux extrémités, le reste est occupé par le nucléoplasme incolore. Dans le *Pen. glaucum*, la division consiste en un étirement du noyau, qui prend la forme d'un haltère allongé dont les deux renflements s'isolent par rupture du manche. Dans les deux cas, l'auteur observe souvent en même temps que la division nucléaire, la division par étranglement du centrosome. Guégen considère les figures de division nucléaire du *St. auricoma* comme des stades d'anaphase d'une mitose, tandis qu'il admet que la division du *Pen. glaucum* s'opère par amitose.

Nous (1 et 6) avons eu pour notre part l'occasion de rencontrer souvent dans divers Champignons (*Pen. glaucum*, *Ster. nigra*, *Oidium lactis*, *Botrytis cinerea*, *Dematium*) des stades de divisions nucléaires tout à fait comparables à ceux décrits par Guégen. Le noyau présentait la structure décrite par cet auteur, seulement, comme dans les cas les plus favorables, il montrait en dehors du chromoblaste de Guégen, un réticulum chromatique ou de fins granules de chromatine, nous avons admis que le chromoblaste représente le nucléole et que la chromatine très pauvre est difficile à distinguer dans le nucléoplasme. Les figures de division ne se traduisent donc que par une division soit par scission transversale, soit par allongement suivi d'étranglement du nucléole, la chromatine restant le plus souvent invisible. Aussi nous avons considéré les deux formes de division décrites par Guégen comme des divisions amitotiques. Nous n'avons jamais retrouvé le centrosome figuré par Guégen.

Plus récemment dans les filaments jeunes, en voie de croissance de diverses Endomycétacées (*End. Magnusii* et *fibuliger*), nous avons retrouvé des figures nucléaires analogues qui ne semblent laisser aucun doute sur leur nature amitotique. De son côté, Péneau (2) a toujours observé l'amitose dans la division nucléaire de *Sporotrichum Beurmanni*.

Enfin, dans le bourgeonnement des levures, l'amitose semble être la règle. Møller, Janssens et Leblanc, Bouin, Wager, Wager et Peniston, sont d'accord pour admettre que le noyau se divise toujours par amitose pendant le bourgeonnement. C'est aussi le

résultat que nous (6) avons obtenu dans nos recherches sur la cytologie des levures. Voici selon nous comment s'opère cette division. Tantôt le noyau, pauvre en chromatine, ne laisse distinguer que son nucléole, tantôt il montre à la fois un réticulum chromatique et un nucléole. La division s'effectue par allongement suivi d'étranglement du noyau. Le nucléole se divise de la même manière et pendant ces phénomènes, le réticulum, quand il est visible, apparaît réparti également dans toute la figure nucléaire, sans orientation.

Toutefois, nous (13) avons observé dans *Willia Saturnus* des figures formées par un noyau un peu allongé, renfermant à ses deux pôles une plaque chromatique et au milieu un nucléole, et qui nous semblent devoir représenter des stades d'anaphase d'une mitose.

Nos résultats ont été contestés par Swellengrebel et Fuhrmann qui ont constaté que la division nucléaire dans le bourgeonnement des levures s'effectue toujours par mitose. Mais les figures de ces auteurs sont peu démonstratives, et nous (20) avons montré dans une étude récente que leur interprétation est inexacte. Nos recherches ont d'ailleurs été confirmées par Kohl, Wager et Peniston et tout dernièrement par Pénau. Aussi doit-on considérer comme définitivement établi que la division nucléaire des levures pendant le bourgeonnement s'effectue toujours par amitose, sauf dans des cas exceptionnels. L'amitose a été décrite également par Maire (1), et par nous dans les formes-levures d'*Ustilaginées*.

Une forme particulière d'amitose a été observée par Ikeno (1): cet auteur a décrit chez un assez grand nombre d'espèces d'*Exoascées* (*Tapbrina indigenus*, *T. Kusanoi*, *T. Johansonii* et *Exoascus deformans*) des processus de division tout à fait spéciaux qui rappellent ce qui a été signalé dans un certains nombre de Protozoaires. Le noyau de l'asque est constitué par un nucléole énorme et une substance fondamentale finement granulée. Ce nucléole que l'auteur désigne sous le nom de corps à chromatine, ne serait pas un véritable nucléole, mais la partie chromatique du noyau. Le noyau se divise par mitose, mais celle-ci s'accomplit d'une manière très irrégulière et aboutit à une sorte de fragmentation du noyau en un grand nombre de petites granulations chromatiques de dimensions variables, disséminées dans le cytoplasme. En un mot le noyau se transforme de la sorte en un *système chromidial*. Un certain nombre des granules se dissolvent, tandis que les autres s'entourent de cytoplasme et deviennent les noyaux des spores. Ces phénomènes souvent décrits chez les Protozoaires, n'avaient jamais été constaté jusqu'ici chez les Champignons. Aussi il y a lieu d'être très réservé sur les résultats de Ikeno et pour notre part nous admettons difficilement son interprétation. Il se pourrait qu'il y ait simplement dans l'asque un envahissement du cytoplasme par des grains basophiles ou de corpuscules métachromatiques pris à tort par

l'auteur pour des grains de chromatine résultant d'une pulvérisation des noyaux. En tout cas, la question mérite d'être reprise.¹⁾

C. Produits différenciés du cytoplasme.

A. Cœnocentres. Un certain nombre d'auteurs ont montré l'existence dans l'ooplasme des Péronosporées d'un corps d'aspect réfringent, retenant fortement les colorants, qui se trouve à côté du noyau reproducteur femelle. Ce corps, qui a été désigné sous le nom de cœnocentre, offre à peu près les dimensions des noyaux avec lesquels il peut facilement se confondre; il n'apparaît qu'au moment de la différenciation de l'ooplasme et se resorbe après la fécondation. Il résulte des recherches de Wager (4) et de Stevens (1, 2 et 3) et Rosenberg que ce corps jouerait un rôle dynamique: il exercerait une attraction d'abord sur les noyaux femelles et ensuite sur le tube anthéridien et sur les noyaux mâles. A ce point de vue, il serait comparable dans une certaine mesure à un centrosome.

Dans l'oosphère des Saprolegniées, Trow (3) a décrit des corpuscules spéciaux qu'il désigne sous le nom d'ovocentres. Ces corps seraient constitués d'un centrosome et d'une astrosphère. Ils ne se rencontreraient qu'au voisinage des noyaux reproducteurs femelles et mâles. Les autres noyaux de l'oogone et de l'anthéridie en seraient dépourvus. Pour Davis (2), les ovocentres seraient comparables aux cœnocentres des Péronosporées. Ils auraient un rôle purement dynamique. Ce seraient des corps transitoires qui naîtraient dans le cytoplasme au moment de la fécondation. Davis leur attribue une action chimiotactique sur les noyaux mâles. Dans des recherches récentes, Claussen a mis en évidence, à dans *Sapr. monoica*, côté de chaque noyau, la présence constante d'un centrosome, et il pense, comme Trow, que l'ovocentre n'est autre chose qu'un centrosome ordinaire. Toutefois, Kasanowsky a observé dans l'ooplasme d'*Aphanomyces laevis* un ovocentre assez analogue au cœnocentre des Péronosporées.

¹⁾ Rappelons à ce sujet que la théorie chromidiale soutenue par R. Hertwig, Goldschmidt et un certain nombre d'auteurs tend de moins en moins à être admise. Si certains organismes inférieurs (Bactéries, Protozoaires etc.) semblent présenter un noyau plus ou moins mélangé au cytoplasme, sous forme de granulations ou de réseau chromatique disséminés dans la cellule, il paraît maintenant démontré que dans le cas où le noyau est nettement différencié, il ne peut se transformer en chromidies, ni expulser des chromidies au dehors de sa membrane. Les chromidies qui ont été décrites dans beaucoup de cellules de Protistes ont été mal caractérisées et semblent se rapporter tout simplement à des mitochondries ou à des grains de sécrétion divers (corpuscules métachromatiques etc.). (Voir à ce sujet les recherches de Fauré-Fremiet et Dangeard (11).)

B. Mitochondries. — On sait par les recherches récentes d'un certain nombre d'auteurs que le cytoplasme de la plupart des cellules des Phanérogames renferment de nombreuses mitochondries. Nos recherches ont établi d'une manière définitive, que c'est au dépens de ces organites que se différencient les plastes (chloro-chromo- et leucoplastes). On sait d'autre part que les résultats obtenus en cytologie animale par un grand nombre d'auteurs ont montré que les mitochondries paraissent être des éléments constitutifs du cytoplasme qui se rencontrent dans toutes les cellules et qui sont destinées à élaborer la plupart des produits de sécrétion et de différenciation de la cellule (graisses, fibrilles musculaire etc.). Il est donc infiniment probable que les Champignons doivent renfermer des mitochondries et que les nombreux produits de sécrétion que l'on observe dans leurs cellules (corpuscules métachromatiques, gouttelettes de graisses, glycogène, etc.) sont élaborés aux dépens mitochondries. Malheureusement les recherches de cytologie des Champignons n'ont pas été orientées jusqu'ici sur cette question d'une importance pourtant capitale. Nous (24) avons eu le premier l'idée de chercher à différencier les mitochondries dans les cellules d'un certain nombre de Champignons (moisissures, levures, asques des Ascomycètes supérieurs). Nos recherches ne nous ont pas permis de différencier les mitochondries, ni dans les moisissures, ni dans les levures, sans doute parceque les techniques ordinaires sont insuffisantes pour les fixer et les colorer. Aussi y aurait-il lieu de poursuivre ces recherches en modifiant la technique. Les résultats que nous avons obtenus dans *Peziza vesiculosa* donnent espoir que l'on retrouvera des mitochondries dans les autres Champignons. En effet dans les jeunes asques de cet Ascomycète, nous avons observé de nombreuses mitochondries. Celles-ci étaient dissiménées un peu dans tout le cytoplasme, mais spécialement localisés dans la région perinucléaire. Elles se présentaient sous forme de chondriocontes rectilignes, ou incurvés (fig. 12).



Fig. 12.
Jeune asque
de *Pustularia*
vesiculosa
montrant des
chondrio-
contes, sur-
tout autour
du noyau.
(Méthode de
Regaud)
(d'après
Guillier-
mond).

Depuis, Rudolph a réussi à mettre en évidence des éléments qui semblent être des mitochondries dans une espèce non déterminée d'*Achyla*. Au contraire, il n'a pas trouvé de mitochondries dans diverses autres Champignons (Mucorinées et Basidiomycètes).

C. Cœnosphères, Elaïoplastes, Grains basophiles. — Dangeard (2 et 3) a observé depuis longtemps dans les asques et les basides, pendant la première mitose, l'apparition dans le cytoplasme de corps sphériques d'aspect oléagineux, colorables par l'hématoxyline et la fuchsine acide. Ces corps, qui rappellent un peu pyrénoides par leurs

propriétés vis à vis des colorants, sont au nombre de deux et répartis aux deux pôles du noyau. Ils ne sont pas altérés par les solvants des graisses, ce ne sont pas des globules graisseux. Dangeard les a considérés d'abord comme des centrosomes.

Wager qui les a observés dans les basides les décrit comme des sphères archoplasmiques.

Les mêmes corps ont été retrouvés par Dangeard (6 et 8) dans les zoospores de *Polyphagus Euglenae* et dans les conidies de *Bactridium flavum*. Ils peuvent être nombreux et de dimensions variables (fig. 13). Dangeard les rapproche des cœnocentres des Péronosporées et leur donne le nom de cœnosphères. Il serait disposé à les considérer comme des plastes jouant un rôle dans l'élaboration du glycogène.

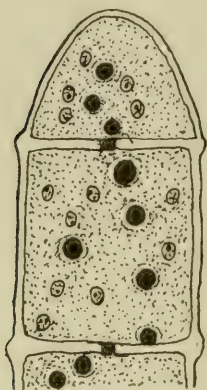


Fig. 13. Conidie de *Bactridium flavum* avec noyaux, cœnosphères et communications protoplasmiques (d'après Dangeard).

Ces corps sont probablement identiques à des corpuscules signalés par Dittrich dans les Helvellinées. Cet auteur décrit autour du noyau des jeunes asques des corps qu'il désigne sous le nom de *neben-nucléoles*. Il en observe aussi dans l'épipleme autour des spores et dans les spores elles-mêmes. Ce serait, d'après lui, des éléments dérivés du noyau qui joueraient un rôle dans la formation de la membrane des spores.

Maire (2) a retrouvé les mêmes corps dans les basides de *Coriolus versicolor* et de *Cantharellus cinereus* et les a différenciés par l'hématoxyline ferrique. Il a constaté aussi dans *Boletus tessellatus* l'existence de corpuscules très voisins, sinon identiques, qui sont souvent environnés d'un globule de graisse et qu'il assimile à des élaïoplastes.

Maire (4) a mis en évidence des corps de même nature dans les asques de plusieurs Ascomycètes: ceux-ci sont surtout nombreux dans les asques de *Galactinia succosa* et de *Morchella esculenta* où ils sont disposés tout autour du noyau. Lagarde observe les mêmes formations dans d'autres espèces.

Nous avons nous-mêmes (12) retrouvé ces corps dans les asques de plusieurs espèces d'Ascomycètes. Ils sont toujours répartis autour du noyau: tantôt ils sont rares et très petits, tantôt ils sont très nombreux et quelques fois assez gros comme dans *G. succosa*. Pendant les mitoses, ils disparaissent partiellement, puis réapparaissent autour des noyaux-fils ce qui pourrait les faire considérer comme des produits de réserves utilisés par le noyau.

Il est probable aussi que ce sont des corpuscules analogues que Carruthers a observé dans les jeunes asques d'*Helvella crispa* et considère comme des grains de chromatine expulsés du noyau, origine qui nous paraît très contestable (fig. 14).

Poirault (2) a retrouvé tout récemment des cœnosphères dans les basides de plusieurs espèces d'Autobasidiomycètes et les considère comme des produits de réserve servant à la nutrition des spores.

Les recherches de Maire ont montré aussi, dans la plupart de cellules de Basidiomycètes et les Ascomycètes, l'existence de nombreuses granulations basophiles plus petites, se colorant par l'hématoxyline ferrique et le fuchsine acide. Ces granulations sont particulièrement abondantes dans les cellules sécrétrices. Elles paraissent très voisines des précédentes.

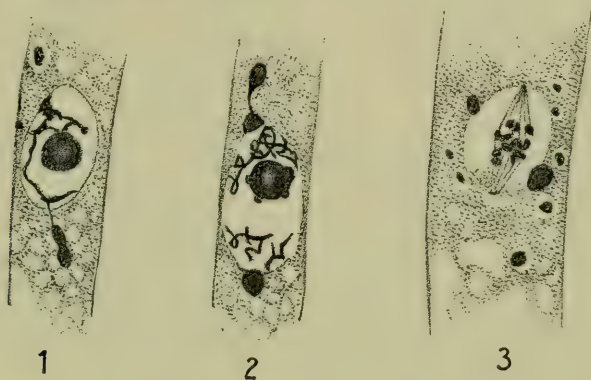


Fig. 14. Jeunes asques d'*Helvella crispa*. 1 et 2 Noyau à l'état de repos expulsant dans le cytoplasme des grains de chromatine. 3 Première mitose de l'asque. Le noyau est environné par des grains de chromatine situés dans le cytoplasme et expulsés par le noyau dans le stade précédent (d'après Carruthers).

Des grains de même nature ont été signalés dans les levures. Kohl les décrit comme des cristalloïdes de protéine. Nous (20 et 21) avons suivi leur évolution plus récemment dans la levure de bière. Ces corps sont peu nombreux au début du développement et situés au voisinage du noyau, quelquefois entièrement accolés à sa paroi. Plus tard pendant la période active de la fermentation, ils deviennent très nombreux et se répartissent dans tout le cytoplasme, puis disparaissent en grande partie au bout de 48 heures.

Ces corps ont parfois des formes très irrégulières: ils peuvent être anguleux ou filiformes, mais jamais ils n'offrent un aspect véritablement cristallin; ils ne sont donc pas des cristalloïdes de protéine. Ils correspondent aux corps décrits par Wager et Peniston comme des grains de chromatine ou chromidies échappés de la vacuole nucléaire et disséminés dans le cytoplasme. Nos observations montrent

que ce sont des produits de nutrition (grains de zymogène ou matière de réserve). Matruchot et Molliard ont observé, dans les cellules des Mucorinées, pendant la fermentation, dans le cytoplasme, la production de grains qui paraissent analogues. Ils les considèrent comme en relation avec la fermentation et leurs donnent le nom de gouttelettes asphyxiques.

Dans des recherches toutes récentes, Péneau (1 et 2) a observé de nombreux grains basophiles dans les formes levures et les cellules du mycélium de l'*Endomyces albicans*, ainsi que dans le mycélium et les conidies de *Sporotrichum Beurmanni*.

Dans l'*E. albicans*, ces grains sont peu nombreux au début et agglomérés en une masse mûriforme, à côté du noyau. Au cours du développement, ils augmentent de nombre et se répartissent dans tout le cytoplasme. Péneau admet qu'ils sont reliés les uns aux autres par de minces trabécules et qu'ils constituent un réseau continu parcourant tout le cytoplasme, ce qui nous paraît être une conception purement théorique.

Au contraire dans le *Sporotrichum Beurmanni*, ils apparaissent comme des grains séparés et disséminés dans le cytoplasme: rarement ils offrent des formes en haltères ou filamenteuses.

Quant à leur signification, Péneau ne se prononce pas d'une manière définitive; cependant il rapproche ces formations basophiles des formations ergastoplasmiques¹⁾, chromidiales et mitochondriales, mais sans donner de preuve à l'appui de de cette hypothèse.

Nous ne servions pas éloignés de penser comme Péneau que ces formations, de même que les cœnopères de Dangeard et les élaïoplastes de Maire, qui paraissent être des corps de même nature, représentent des mitochondries déformées par les fixations ou tout au moins des plastes dérivés de la différenciation de mitochondries. Ils apparaissent surtout nombreux, en effet, pendant les phases sécrétoires des cellules au moment où les mitochondries doivent entrer en fonction. C'est là une question qu'il serait intéressant de résoudre.

D. Corpuscules métachromatiques: Les corpuscules métachromatiques sont les éléments figurés de beaucoup les plus abondants et les plus répandus dans les Champignons. Ils avaient été signalés depuis longtemps dans un certain nombre de Champignons sous des noms différents et considérés, soit comme des produits de réserve, soit comme des produits de dégénérescence, soit enfin comme des

¹⁾ L'ergastoplasme est aujourd'hui une formation énigmatique. La plupart des auteurs, entre autres Prenant, les frères Bouin, Bonnet etc. . . ., admettent que les formations ergastoplasmiques correspondent simplement à des mitochondries altérées par les fixateurs. D'autres cependant considèrent l'ergastoplasme comme distinct des mitochondries, mais sa signification leurs paraissent absolument inconnues (Regaud et Mawas).

grains de chromatine. Mais leurs caractères microchimiques, leur évolution et leur rôle ne sont bien connus que depuis une dizaine d'années.

C'est nous (2, 3, 6, 14 et 16) qui avons eu l'occasion l'un des premiers d'attirer l'attention sur l'importance et la fréquence de ces corps dans les Champignons dans nos recherches sur la cytologie de levures (1901). Nous avons montrés qu'ils sont localisés dans la vacuole qui avait été prise par Wager pour un noyau d'organisation primitive dont

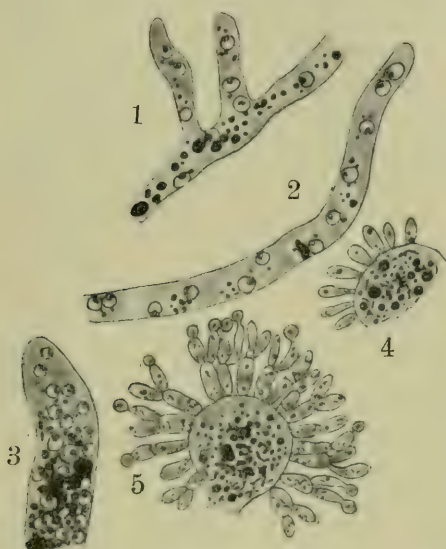


Fig. 15. Corpuscules métachromatiques dans le *Sterigmatocystis nigra*. 1 et 2 Filaments végétatifs. 3 Filament destiné à former une tête fructifère. 4 Jeune tête fructifère. 5 Tête fructifère adulte (d'après Guilliermond).

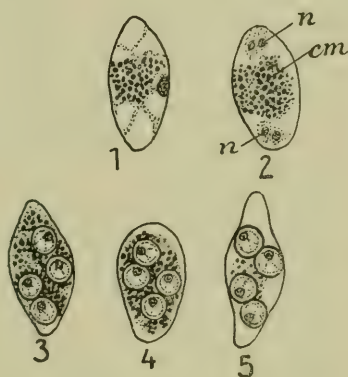


Fig. 16. Sporulation dans *Saccharomyces Ludwigii*. 1 Cellule destinée à former un asque, avec nombreux corpuscules métachromatiques. 2 Stade ultérieur, avec 4 noyaux (n) disposés aux pôles, et nombreux corpuscules métachromatiques (cm). 3 à 5 Absorption des corpuscules métachromatiques par les spores (d'après Guilliermond).

les corpuscules métachromatiques représentaient des grains de chromatine. Nous avons démontré que ces corps n'offrent pas les propriétés microchimiques de la chromatine et, par l'étude de leurs caractères vis à vis des colorants, nous avons pu les identifier à des corps qui avaient été décrits, il y a longtemps, par Babès dans les Bactéries, et par Bütschli dans les Cyanophycées et considérés par ces deux auteurs comme des grains de chromatine. Babès les avait désignés sous le nom de corpuscules métachromatiques, tandis que Bütschli leur réservait le nom de grains rouges, en raison de la teinte rouge qu'ils prennent avec la plupart des colorants. Nous leur avons conservé la première désignation qui indique clairement l'une de leurs propriétés fondamentales.

Nous avons observé également la présence de nombreux corpuscules métachromatiques dans diverses moisissures (*Oidium lactis*, *Dematium Ster. nigra* etc.) (fig. 15).

Les corpuscules métachromatiques sont presque toujours localisés dans les vacuoles dans l'intérieur desquelles ils apparaissent sur le frais sous forme de granules réfringents, isolés ou réunis en chaînettes, de dimensions extrêmement variables et animés de mouvements browniens. On en rencontre aussi parfois dans le cytoplasme sur le pourtour de vacuoles autour du noyau. C'est donc vraisemblablement dans le cytoplasme qu'ils sont élaborés pour se déverser ensuite dans les vacuoles aux dépens desquelles ils achèvent leur accroissement. Il est possible que le noyau joue un rôle dans leur élaboration.¹⁾

Nous avons précisé les caractères de ces corps vis à vis des fixateurs et des colorants. Les corpuscules métachromatiques prennent à l'état vivant certains colorants (bleu de méthylène, rouge neutre etc. . . .) et présentent après fixation une vive affinité pour les colorants nucléaires. Ils fixent électivement la plupart des teintures basiques d'aniline bleues ou violettes (bleu de méthylène, bleu Unna, de toluidine, de crèsyl, violet de gentiane etc. . . .) et prennent avec elles une coloration métachromatique variant d'un rouge vineux au violet. Ils se colorent aussi en rouge vineux par l'hématoxyline. Les corpuscules métachromatiques sont d'ordinaire sphériques: le centre se colore plus faiblement que la périphérie qui est toujours très chromophile.

Nos observations ont donc établi d'une manière définitive que les corpuscules métachromatiques ne sont pas des grains de chromatine comme le pensaient Bütschli et Wager, mais des grains de sécrétion.

Les levures offrent un excellent objet d'étude pour suivre leur évolution et rechercher leur rôle. Aussi avons nous pu pour la première fois observer la manière dont ils se comportent dans le développement des levures.

Les corpuscules métachromatiques apparaissent dès le début de la fermentation en grande quantité (fig. 2). Lors du bourgeonnement une partie des corpuscules métachromatiques contenus dans la cellule-mère en voie de division passe dans le bourgeon avec la vacuole.

Ces corpuscules augmentent de nombre et de taille pendant la fermentation. Au contraire, ils diminuent peu à peu à la fin de ce phénomène et arrivent même souvent à disparaître complètement dans les cellules très âgées.

Au moment de la sporulation, les corpuscules métachromatiques sont excessivement nombreux dans les cellules destinées à sporuler.

¹⁾ Ce rôle du noyau est rendu vraisemblable par le fait que nous avons constaté que, dans les Cyanophycées, les corpuscules métachromatiques naissent toujours dans le corps central qui représente le noyau.

Ils persistent dans l'épiplasme au début de la formation des spores, puis ils subissent une sorte de phénomène de dissolution, et disparaissent complètement à la maturité des spores absorbés par ces derniers (fig. 16). Les corpuscules métachromatiques servent donc d'aliment aux spores, et se comportent comme des matières de réserves au même titre que le glycogène et les graisses qui subissent pendant la sporulation une évolution parallèle.

Nous (8 et 10) avons retrouvé plus tard avec l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes des phénomènes analogues qui ont entièrement confirmé ces résultats. L'épiplasme de la plupart des Ascomycètes supérieurs renferment une grande quantité de corpuscules métachromatiques qui sont digérés par les spores au fur et à mesure de leur développement. De même dans des appareils de fructification divers (têtes fructifères de *Penicillium glaucum* et de *Sterigmatocystis nigra*) (fig. 15), nous avons constaté que les corpuscules métachromatiques sont extrêmement abondants et sont utilisés comme produits de réserve pour la formation des conidies.

Les recherches que nous avons faites sur l'évolution de ces corps dans les Cyanophycées et les Bactéries nous ont montré qu'ici encore, les corpuscules métachromatiques se comportent de la même manière.

Les corpuscules métachromatiques ont été retrouvés depuis dans les Champignons les plus divers: *Botrytis cinera* (Beauverie et Guillaumond), *Delacroixia* (Gallaud) (2), *Mycorhizes* (Gallaud) (2), *Merilium lacrymans* (Beauverie) (2), espèce de *Dematium* isolée par Beauverie (4) des galeries du *Tomicus*, *Sporotrichum Beurmanni* (Pénau) (2).

Leur rôle de matière de réserve a été confirmé par Maire (3) avec l'étude de *Botriosporium pulchellum* et de l'épiplasme des Ascomycètes supérieurs, par Kohl dans les levures, par A. Meyer (2) dans un grand nombre de Champignons, par Woronichin dans divers moisissures (*Pen. glaucum*, *Ster. nigra*, *Botrytis cinerea*) et par Pénau (1) dans l'*End. albicans*. Nous verrons plus loin que Foëx a montré que dans les Erysiphacés, les corpuscules métachromatiques peuvent se transformer en autres produits de réserves connus sous le nom de fibrosinkörper.

La signification physiologique de ces corps est donc aujourd'hui définitivement établie. Les corpuscules métachromatiques semblent jouer un rôle très important dans la vie des Champignons, autant qu'on peut en juger par leur abondance dans presque toutes les cellules. Ils sont d'ailleurs très répandus dans tous les Protistes. On les a rencontrés dans la plupart des Algues et des Protozoaires. Ils ne semblent pas représentés dans les végétaux supérieurs: cependant les recherches de A. Meyer, de Beauverie et les nôtres ont montré l'existence dans les globoides de grains d'aleurone d'une substance azotée qui paraît très voisine de celle des corpuscules métachromatiques.

Si le rôle des corpuscules métachromatiques est maintenant très clair, il n'en est pas de même de leur nature chimique. A. Meyer (2) a été amené à émettre l'hypothèse que la substance des corpuscules métachromatiques qu'il nomme volutine, et que nous préférons désigner sous le nom de métachromatine est formée d'une combinaison d'acide nucléique et d'une base inconnue, probablement organique. Cette hypothèse s'appuie d'une part sur le fait que l'acide nucléique extrait de la levure présente un certain nombre de réactions caractéristiques des corpuscules métachromatiques et d'autre part sur le fait que ce sont surtout dans les cellules où l'on a trouvé une grande quantité d'acide nucléique (Levures et Bactéries) où l'on rencontre le plus de corpuscules métachromatiques. Cette hypothèse est vraisemblable et a été adoptée par un grand nombre d'auteurs, notamment par Reichnow et Kohl; elle aurait besoin cependant d'être appuyée sur des arguments plus solides.

Pénau (1) admet au contraire que la métachromatine est constituée surtout par des lipoïdes, mais il ne donne aucun fait précis en faveur de cette opinion qui nous paraît beaucoup moins vraisemblable.

E. Fibrosinkörper. — Zopf a observé dans les conidies et les conidiophores de certaines Erysiphacées, l'existence d'éléments figurés qui se trouvent situés toujours à l'intérieur de vacuoles et qu'il désigne sous le nom de fibrosinkörper. D'après cet auteur, ces corps présentent des réactions de la pilzcellulose (callose). Plusieurs auteurs, et en particulier Neger, ont signalé et décrit ces éléments chez un grand nombre des Erysiphacées. Tout récemment, Foëx (2) les a rencontrés chez toutes les espèces de ce groupe qu'il a étudiées à ce point de vue. Étant donné leur propriétés les fibrosinkörper ne seraient, d'après lui, des matières albuminoïdes, ni des substances cellulosiques. Ils apparaissent au voisinage des corpuscules métachromatiques. Dans la chaîne conidienne de *Sphaerotheca Humuli*, ils deviennent volumineux et souvent on peut nettement voir à leur surface un liseré coloré en rouge par le bleu Unna, plus ou moins irrégulier qui est dans le dernier vestige des corpuscules métachromatiques. D'après Foëx, la métachromatine précède les fibrosinkörper et joue sans doute un rôle actif dans leur formation.

Dans les cas des Erysiphacées, la métachromatine serait donc une matière de réserve transitoire qui ferait place à une autre substance de réserve, contenue dans les fibrosinkörper. Ces éléments sont, en effet, digérés au moment de la germination des conidies.

F. Cristalloïdes. — Les recherches de Van Tieghem, Léger, Dangeard (9) et Moreau (2 et 3), ont montré l'existence dans le cytoplasme et dans les vacuoles des Mucorinées de nombreux cristalloïdes de protéine, de grosseurs variables. Ces corps se rencontrent surtout dans les zygosporos et paraissent être des produits de réserve. Ils se colorent par l'hématéine et la triple coloration de

Flemming. Maire (2), de son côté, a observé des cristalloïdes de protéine dans le mycélium des Basidiomycètes.

Van Bambeke (1) a décrit également des cristalloïdes de protéine dans certains hyphes d'un Basidiomycètes (*Lepiota meleagris*) qu'ils désignent sous le nom d'hyphes à cristalloïdes, de même que dans des cellules spéciales (cellules scléreuses) du mycélium du même Champignon. Les hyphes à cristalloïdes sont remplis de ces cristalloïdes. Ces éléments présentent une forme pentagonale: ils ont 3 à 9 μ de diamètre et présentent les caractères des cristalloïdes de protéine décrits par Zimmermann dans les Phanérogames (fig. 17). Ils sont homogènes et très réfringents, se colorent en rouge par le réactif de Millon et se teignent électivement par le carmin, la safranine, la fuchsine, le vert de méthyle, l'éosine et le rouge Congo.

G. Glycogène. — Depuis sa mise en évidence dans la plupart des Champignons par Errera, le glycogène a été l'objet de plusieurs observations relatives à sa localisation dans la cellule.

Les recherches de Wager (3), les nôtres (6 et 20) et les travaux ultérieurs de Kohl et Henneberg ont montré que pendant la fermentation des levures, le glycogène est toujours localisé au début de sa formation dans de petites vacuoles. Celles-ci se fusionnent peu à peu au cours de la fermentation en une énorme vacuole occupant la majeure partie de la cellule qui se trouve ainsi transformée en une sorte de glande à glycogène. Cette vacuole disparaît ensuite vers la fin de la fermentation quand le glycogène mis en réserve a été consommé. De même pendant la sporulation des levures, nous avons montré que le glycogène est toujours localisé dans des vacuoles spéciales.

Dans les cellules du mycélium de divers Champignons (*Oidium lactis* etc.), nos observations ont montré que le glycogène peut-être réparti soit dans des vacuoles, soit dans le cytoplasme qu'il imprègne d'une manière diffuse ou dans lequel il est différencié sous forme de petites granulations.



Fig. 17. Cristalloïdes de protéine dans un hyphe de *Lepiota meleagris* (d'après van Bambeke).



Fig. 18. Cellule scléreuse de *Lepiota meleagris* avec grains de paraglycogène (d'après van Bambeke).

Le glycogène est un élément de réserve très abondamment représenté dans l'épiplasme des Ascomycètes comme l'a établi Errera: nous l'avons retrouvé dans l'épiplasme d'un grand nombre d'Ascomycètes. Il se forme dans les jeunes asques surtout aux dépens du cytoplasme médian très dense qui entoure le noyau. Il se rencontre aussi dans les basides et les basidiospores de Basidiomycètes, d'après Maire.

Van Bambeke (1) a observé dans les cellules scléreuses du mycélium de *Lepiota meleagris* des granulations intraprotoplasmiques colorables en violet foncé par l'hématoxyline-éosine et en rouge par la safranine, qu'il considère comme formées d'une substance voisine du glycogène. Ces granulations ont des dimensions variables, les unes très petites, les autres mesurant 5 à 6 μ . Ce sont souvent des sphérules réunies en chapelet. Leur structure est parfois concentrique. Celles de moyenne grandeur ont une zone externe colorée en rose par l'hématoxyline-éosine, une paroi externe violette et un point central violet foncé. Les plus volumineuses ont deux zones violettes séparées par une zone rose, la plus interne des trois zones entoure un point central plus clair qui lui-même offre parfois un point central violet (fig. 18).

Ces corps se teignent en brun violet par l'iode. Par leur aspect et leur structure, ils rappellent une réserve très répandue chez les Protozoaires d'après Cuénot, Bütschli et Maupas, le paraglycogène.

H. Gouttelettes graisseuses. — Les gouttelettes graisseuses sont très fréquentes dans les Champignons. Elles ont été décrites par un très grand nombre d'auteurs. Nous les avons nous-même observé dans les levures et dans quelques moisissures. Elles apparaissent tantôt comme des produits de réserve, tantôt comme des produits de dégénérescence cytoplasmique. Elles ont été aussi dans les levures l'objet d'importantes études de Wager (3), de Kohl et surtout de Will et de Henneberg. Elles sont surtout abondantes dans l'épiplasma et servent à la nutrition des spores. Van Bambeke (1) a signalé aussi l'existence de nombreuses gouttelettes graisseuses dans le mycélium de *Lepiota meleagris*.

Dans les basides et les basidiospores des Basidiomycètes, Maire (2) et van Bambeke (3) ont observé une abondante sécrétion de graisse. La même sécrétion a été constatée par nous, puis par Maire dans les asques et les ascospores de beaucoup d'Ascomycètes. Ces graisses constituent des produits de sécrétion utilisées à la nutrition des spores.

Récemment Wehmer a montré que les gouttelettes réfringentes des spores de *Merilius lacrymans* ne sont pas des substances graisseuses, mais des corps volatils.

I. Latex. — L'existence dans les Champignons d'une substance analogue au latex a été signalée pour la première fois par Johan-Olsen et von Istwanffi. Maire (2) l'a retrouvée dans *Lactarius deliciosus* et *Tricholomae nudum*. Maire (4) a observé également dans

Galactinia succosa des hyphes à contenu abondant, d'aspect vitreux, qui sont laticifères. Il retrouve aussi le même contenu dans la partie basale des asques. Ce contenu, d'abord spumeux, puis vitreux, ressemble à du latex. Le liquide des laticifères est d'aspect cirreux quand on coupe le Champignon, mais il devient trouble, puis laiteux à l'air. Il se coagule et jaunit par l'iode. Il ne noircit pas par l'acide osmique et ne paraît pas contenir de graisse. Il ne se colore par le violet de gentiane et la safranine. Le réactif de Millon lui donne une teinte rouge.

Maire considère cette substance comme un excrétum. En effet elle persiste dans l'épiplasme après la maturité des spores et n'est pas absorbée par ces derniers. D'autre part les hyphes laticifères persistent avec leur contenu dans les tissus du périthèce après cessation de toute activité et jusqu'à la mort.

J. Oxalate de chaux. — Van Bambeke (1) constate la présence de cristaux d'oxalates de chaux dans certains hyphes (hyphes vasculaires) d'*Ityphyalus impudicus* et Knoll dans les cystides de certains autres Basidiomycètes.

D. La Membrane.

A. Constitution chimique et structure de la membrane. Les études déjà anciennes de Mangin (1 et 2) ont fait connaître la constitution chimique de la membrane des Champignons. Cette membrane est formée dans le mycélium des Péronosporées par l'association intime de cellulose et de callose; dans les appareils conidifères, elle ne contient que de la cellulose. Chez les Saprologniées, la membrane est aussi constituée par de la cellulose et de la callose. Au contraire les membranes des Ustilaginées et des Urédinées ne comprennent que de la callose, sauf autour des suçoirs: Les fructifications offrent les réactions colorantes des composés pectiques.

Chez les Autobasidiomycètes, la constitution de la membrane est très variable: Quelques espèces (Agaric champêtre, Bolet, Chantrelle) n'ont pas de callose, mais une matière analogue aux composés pectiques. Quant à la cellulose, si elle existe, elle ne peut-être décellée que par les colorants acides. Dans d'autres espèces (*Corticium*), on trouve de la callose et des composés pectiques. Chez les Polypores, Dédales, Tramètes, il y a de la subérine, de la callose et une matière qui fixe les colorants basiques (rouge de ruthenium, bleu de naphtylène). La membrane des Ascomycètes a aussi une constitution variable. On y trouve dans quelques espèces (Saccharomycétées, *Rhytisma*, *Peziza*, *Erysiphe*, *Fumago*) de la callose, dans d'autres, (*Bulgaria*), une matière qui fixe les colorants basiques. Quant aux Lichens, leurs membranes renferment de la callose.

Les Mucorinées ont été l'objet ont été l'objet d'une étude plus récente et très importante de Mangin (3). L'éminent botaniste a montré que la membrane des Mucorinées ne renferme pas de callose, contrairement à celle des Péronosporées et des Saprologniées. La membrane du mycélium aérien est formé par de la cellulose associée aux composés pectiques et, comme chez les Phanérogames, la cellulose est en proportion plus abondante dans les couches internes que dans les couches externes. Cette cellulose est une variété plus résistante que celle des végétaux supérieurs; elle est insoluble dans le réactif de Schweitzer, même après macération dans les acides, et la dissolution ne s'obtient qu'après l'action d'un mélange d'acide chlorhydrique et de chlorate de potasse. La membrane des filaments aériens se distingue de celle des filaments submergés par l'importance de la cutinisation et la cutine qu'elle renferme paraît être une variété de la cutine normale. Enfin chez un grand nombre d'espèces (Mucorées, Pilobolées, Mortierellées), la membrane externe des filaments sporifères est couverte d'incrustations minérales. Parfois ces incrustations constituent un revêtement continu; dans d'autres cas, il forme des sculptures variées, distribuées suivant une hélice à longs tours de spirales. Ce revêtement manque chez les Syncéphalées.

La membrane des sporanges est d'abord constituée de cellulose associée à des composés pectiques, puis elle se recouvre bientôt d'un revêtement interne assez épais de callose; enfin la membrane externe se minéralise, tandis que la cellulose disparaît. Les spores et les chlamydo-spores ont une membrane exclusivement formées de callose, sauf dans la région externe qui a les réactions des substances azotées. Par contre dans les spores exogènes, dans les stylospores et dans les zygosporées, Mangin a trouvé de la cellulose.

Il résulte de l'ensemble des études de Mangin que la cellulose manque offre souvent chez les Champignons et que, lorsqu'elle est présente, elle revêt des caractères différents de ceux qu'elle offre généralement.

Plus récemment, van Visselingh a montré que la chitine, déjà mise en évidence par Gilson chez les Champignons, se rencontre chez les Entomophthorées, les Mucorinées et les Champignons supérieurs. Elle est plus répandue dans les organes végétatifs que dans les organes reproducteurs; en outre elle ne se voit souvent que dans une partie déterminée de la membrane, et non pas dans la membrane toute entière.

Dans les levures, Meigen et Spreng admettent que la membrane est constitué par héli-cellulose. Casagrandi admet au contraire qu'elle est composé de pectose. Pour Mangin (1 et 2) elle est formée de callose. Tauret et van Visselingh ont trouvé de la chitine.

B. Communications protoplasmiques. Les communications protoplasmiques entre les cellules sont fréquentes dans les Champignons: il arrive souvent que les articles d'un filament communiquent les uns aux autres par une ponctuation. Ces communications observées pour la première fois par Chmielewsky (1886), puis étudiées par Wahrlich, ont été l'objet de recherches plus récentes de Dangeard dans le *Sphaerotheca Humuli* dans le *Bactridium flavum* et dans d'autres Champignons, de Masee, de Kienitz-Gerloff, de Woronine, de Molliard, A. Meyer, de Beauverie et nous. A. Meyer (1) surtout a consacré en 1902 une longue étude sur les communications protoplasmiques chez les Ascomycètes. Il résulte de toutes ces recherches que l'existence de communications protoplasmiques entre les cellules est générale dans les Champignons supérieurs (Ascomycètes et Basidiomycètes).

C. Rôle des amyloïdes. — Certains Ascomycètes tels que *Pustularia vesiculosa*, et les Aleuriées renferment, comme on le sait, dans certaines parties de leur membrane des amyloïdes qui se colorent en bleu par l'iodo-iodure de potassium; ces amyloïdes ont été longtemps considérés comme des matières de réserve. Nous (10) avons montré que dans *Pust. vesiculosa* et *Aleuria cerea*, la matière amyloïde est réduite à un anneau à la partie supérieure de l'asque et que c'est suivant cet anneau que la membrane s'ouvre en une sorte d'opercule pour mettre en liberté les spores. L'amyloïde persiste même après la sortie des spores. Il ne sert donc pas à la nutrition des spores et il semble représenter une dégénérescence de la membrane, dégénérescence qui détermine l'ouverture de l'opercule. Lagarde a confirmé ce résultat.

Dans certaines levures (*Schizosaccharomyces*) la membrane des ascospores se colore également en bleu par le réactif iodo-ioduré et renferme de l'amyloïde, mais ici nous (6) avons montré que l'amyloïde disparaît pendant la germination de la spore et constitue une matière de réserve utilisée à la nutrition des spores.

D. Formation de la membrane. — Flairchild a décrit dans la mitose des cellules végétatives et de la zygospore du *Basidiobolus* la formation au milieu du fuseau achromatique d'une plaque cellulaire aux dépens de laquelle se constituerait la membrane transversale. Olive n'a pu confirmer l'existence de cette plaque cellulaire. Cet auteur constate qu'à la télophase le fuseau achromatique se coupe en deux à l'équateur et qu'un espace hyalin apparaît entre les deux demi-fuseaux ainsi formés. Cette zone hyaline correspond à la plaque cellulaire de Flairchild. Mais d'après Olive, cette zone disparaît au moment où la division cellulaire commence et en tous cas elle ne joue aucun rôle dans la formation de la membrane transversale. L'auteur a observé souvent aussi à l'équateur du fuseau une rangée de granules, résultant d'une sorte d'épaississement des

fibrilles qui n'ont pas de rapport non plus avec la formation de la membrane (fig. 6). Ce n'est qu'à la fin de la télophase, lorsque les noyaux-fils se reconstituent et que le fuseau et sa zone hyaline se résorbent que commence à apparaître la membrane, comme une paroi annulaire pareille à un diaphragme qui s'obstruerait peu à peu (fig. 6). De même dans les *Empusa aphidis* et *sciaræ*, Olive n'a pas constaté de plaque cellulaire: ici encore la membrane transversale s'effectue comme dans le *Basidiobolus*.

Par contre, Baum a signalé chez *Coprinus ephemeroïdes* et *lago-pus* la formation d'une plaque cellulaire dans les mitoses. A son tour, Maire (2) a vérifié le fait chez *Coprinus radiatus*. C'est le seul exemple de plaque cellulaire que l'on connaisse jusqu'ici chez les Champignons.

III. Phénomènes cytologiques de la sécrétion et cellules sécrétrices.

A. Manifestations de l'activité sécrétoire. — L'étude cytologique des sécrétions a peu préoccupée jusqu'ici les auteurs qui se sont surtout orientés du côté de la sexualité. On ne connaît encore que d'une manière très imparfaite les phénomènes cytologiques intimes des sécrétions.

On doit cependant à Maire (2 et 4) une étude de la sécrétion dans les différentes cellules des Basidiomycètes et des Ascomycètes (cellules sécrétrices proprement dites et cellules reproductrices). Les sécrétions consistent en élaboration de glycogène, de corpuscules métachromatiques, de matières graisseuses et d'une substance ressemblant au latex. Maire a montré que ces sécrétions sont accompagnées à la fois par des phénomènes nucléaires et par des phénomènes cytoplasmiques. Les premiers consistent en une oxychromatisation totale ou partielle du noyau, qui devient acidophile. Le noyau semble donc avoir une part importante dans la sécrétion. Ce rôle est d'ailleurs démontré par une observation de Maire qui établit que le noyau secondaire de l'asque de *Morchella esculenta* élabore des graisses dans son nucléoplasme. Quant aux phénomènes cytoplasmiques, ils se traduisent par le fait que le cytoplasme devient plus ou moins basophile et renferme de nombreuses granulations basophiles (fig. 19). Ces phénomènes sont comparables à ceux qui ont été décrits dans les cellules sécrétrices des animaux (Garnier, Bouin etc.) à cela près que Maire n'a jamais constaté d'ergastoplasme.

En outre, il résulte des recherches de Maire que la sécrétion se poursuit dans les basides des Basidiomycètes pendant la mitose. Le

travail cinétique et le travail élaborateur peuvent donc coexister contrairement à ce qu'on observe ordinairement dans les cellules animales.

Ces résultats ont été vérifiés par les recherches de van Bambeke (3) dans les Basidiomycètes, et par nos recherches (10) sur l'épistasme des Ascomycètes.

Matruchot et Molliard ont observé d'autre part la structure des Mucorinées pendant la fermentation alcoolique ont constaté que ce phénomène se traduit cytologiquement:

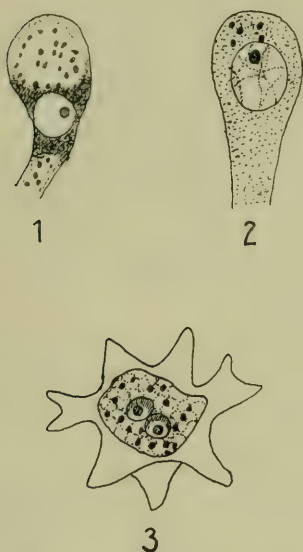


Fig. 19. 1 Jeune baside de *Godfrinia conica*, au début de la sécrétion: noyau acidophile, cytoplasme basophile avec grains basophiles. 2 Baside de *Russula lepida*, Idem. 3 Sécrétion dans une chlamydospore de *Nyctalis asterophora* (d'après Maire).



Fig. 20. *Mucor racemosus*. 1 Filament aérien. 2 Filament immergé pendant la fermentation, avec gouttelettes asphyxiques et noyaux gonflés (d'après Molliard et Matruchot).

1^o par augmentation de volume du noyau, qui, de $1,5 \mu$ qu'il offre normalement, peut acquérir $3,4 \mu$ et parfois même jusqu'à $4,5 \mu$;

2^o par l'apparition dans le cytoplasme de nombreux grains colorables, opaques, à contours lobés, que ce auteurs considèrent comme déterminés par la fermentation et désignent sous le nom de gouttelettes asphyxiques (fig. 20).

De notre côté, nous (20 et 21) avons suivi l'évolution cytologique des levures (notamment du *S. cerevisiae*) pendant la fermentation et nous avons constaté des phénomènes comparables. Au début, les

cellules présentent un cytoplasme dense et homogène, un noyau situé sur un côté de la cellule, entouré de quelques grains basophiles, et une vacuole remplie de corpuscules métachromatiques qui occupe le centre.



Fig. 21. *Saccharomyces cerevisiae*. 1 à 4 Cellules au début de la fermentation, avec noyau à structure différenciée et une vacuole. 5 à 8 Cellules pendant la période active de la fermentation (24 heures): cytoplasme alvéolaire avec grains basophiles. 9 Cellule après 48 heures: noyau homogène et grosse vacuole glycogénique renfermant de petits grains basophiles. Les corpuscules métachromatiques ne sont pas différenciés. (Fixation au picroformol et coloration à l'hématoxyline ferrique) (d'après Guilliermond).

de la cellule, et refoule le noyau, le cytoplasme et la vacuole à corpuscules métachromatiques à l'un des pôles. La cellule est alors transformée en une sorte de sac à glycogène. Le grains basophiles diminuent de nombre et s'appliquent contre le paroi de la cellule. En même temps, on voit apparaître dans la vacuole glycogénique des grains basophiles qui se distinguent des précédents par leurs petites dimensions ainsi que par leur moindre chromaticité, et dont le rôle et la nature sont inconnus. A ce stade, le noyau subit une variation de chromaticité très nette: il se colore intensivement et prend un aspect homogène.

A la fin de la fermentation, les cellules reprennent la structure qu'elles offraient au début.

Toutes ces modifications que subit la structure de la cellule au cours de la fermentation: changement de structure du cytoplasme, apparition de grains de sécrétion, variation de chromaticité du noyau, sont des phénomènes très connus dans les cellules sécrétrices et qui résultent de l'élaboration des corpuscules métachromatiques, du glycogène et de la fonction ferment de la cellule. Ils sont comparables aux phénomènes décrits par Maire dans les Basidiomycètes et les Ascomycètes. La complexité que prend la structure de la cellule des

Après 24 heures de fermentation, la cellule subit des modifications très importantes (fig. 21). Le cytoplasme se creuse d'un certain nombre de petites vacuoles remplies de glycogène et distinctes de la vacuole à corpuscules métachromatiques. Le noyau se place au centre, il semble se gonfler et offre parfois un contour un peu amiboïde. A ce moment les grains basophiles deviennent très nombreux et se répartissent dans toute la cellule. Ce sont ces corps que Wager et Peniston ont pris pour des grains de chromatine échappés de la vacuole nucléaire.

Après 48 heures de fermentation, les vacuoles glycogéniques se fusionnent en une énorme vacuole, qui occupe presque tout le volume

levures pendant ces phénomènes expliquent que son interprétation soit restée si longtemps obscure.

B. Cellules sécrétrices. — Nous n'avons parlé jusqu'ici que des phénomènes qui se manifestent dans la structure cellulaire pendant la sécrétion en général, c'est à dire, aussi bien dans les cellules sécrétrices proprement dites que dans les cellules reproductrices.

Il faut que nous résumions rapidement ici ce qui a été fait sur la cytologie spéciale des cellules sécrétrices proprement dites.

Les cellules sécrétrices ont été observées par Maire (2 et 5) dans les Basidiomycètes et les Ascomycètes. Dans les Basidiomycètes, ces cellules sont des hyphes vasculaires et en particulier des laticifères et enfin des cystides. L'auteur s'est surtout occupé des cystides.

D'après Maire les cystides sont des organes antérieurs aux basides. Ils sont en rapport avec les hyphes vasculaires et autres organes sécréteurs. Ils sont toujours binucléés, à l'exception de quelques cas où les noyaux fusionnent, mais alors le noyau qui en résulte entre en dégénérescence.

Dans l'hyménium, Maire a observé des cellules comparables aux cystides dont l'origine n'est pas profonde: ce sont des basides avortées et transformées en cellule sécrétrices.

Dans les Ascomycètes, Maire a étudié les hyphes laticifères qui renferment une sorte de latex dont nous avons déjà parlé.

Plus récemment, Brown (2) en observant le développement du périthèce de *Leotia lubrica* a montré l'existence de grosses cellules nutritives qui se développent dans les hyphes végétatifs destinés à donner naissance aux paraphyses. Ces cellules sont au début plurinucléées, mais leurs noyaux finissent par se fusionner en un seul noyau très gros.

Le rôle des cystides est encore resté très obscur. Buller qui a observé les cystides dans les Coprins pense que ce sont des organes destinés à empêcher l'application des lamelles l'une sur l'autre. Après avoir rempli ce rôle, les cystides subissent une autodigestion, leur contenu se résorbe et ceci se produit avant que les basides aient mis en liberté leurs spores, de sorte que les spores une fois libres ne peuvent pas rester suspendues aux cystides.

Knoll trouve une autre explication: pour lui, les cystides sont des organes destinés à sécréter de l'eau, des hydathodes comme il les appelle. Elles produiraient de l'eau et des cristaux d'oxalate de chaux.

On trouvera des renseignements sur les cellules sécrétrices dans les travaux de van Bambeke (1) sur le mycélium de *Lepiota meleagris* et les hyphes vasculaires d'*Ityphallus impudicus*. Nous ne les analyserons pas ici parce qu'ils renferment plus d'histologie que de cytologie.

Citons enfin pour terminer un travail récent de Guégen qui a décrit dans diverses Mucorinées pathogènes des organes spéciaux qu'il considère comme divers organes d'élimination de certains produits de l'activité fonctionnelle de ces Champignons. Ce sont des rameaux dilatés, tantôt terminaux, tantôt émanés d'un point quelconque du mycélium. L'extrémité se renfle peu à peu en ampoules oblongues, émettant çà et là, surtout vers sa base d'insertion, des prolongements digités ou falciformes, simples ou rameux. Le tout est séparé du thalle par une cloison et prend généralement quelques septums régulièrement espacés. La paroi des loges ainsi formées s'épaissit fortement. Le cytoplasme de ces organes d'abord homogène, devient bientôt réticulé: il renferme de nombreux noyaux qui se multiplient et des produits de réserve (abondantes gouttelettes de graisses, corpuscules méta-chromatiques et une substance voisine du glycogène).

IV. Phénomènes cytologiques de la sexualité.

Nous passerons en revue les différentes formes de la sexualité des Champignons, en suivant comme nous l'avons fait ailleurs la classification adoptée récemment par Hartmann ¹⁾ dans son mémoire sur l'autogamie des Protistes (2). Cette classification offre l'avantage d'être très commode. Enfin, nous examinerons à part, dans un paragraphe spécial, la question de la sexualité des Ascomycètes supérieurs qui n'est pas encore débrouillée.

¹⁾ Rappelons ici dans ce tableau la signification des termes adoptés par Hartmann.

I. Amphimixie. Fécondation entre gamètes de parenté très éloignée réalisant ainsi l'amphimixie de Weismann.

A. Copulation. Fusion complète et durable de deux cellules.

a) Hologamie. Copulation entre deux individus adultes qui ne sont pas différenciés en véritables gamètes.

β) Mérogamie. Copulation de gamètes spécifiques formés aux dépens de gamétanges.

B. Gamétangie. Fusion de deux cellules renfermant un grand nombre de noyaux et que l'on peut considérer comme des gamétanges dont les gamètes ne se sont pas individualisés en cellules.

II. Automixie. Fécondation s'effectuant entre des cellules très proches parentes et considérée par Hartmann comme une sexualité retrogradée.

A. Pédogamie. Fécondation produites entre gamètes frères ou très proches parents.

- B. Parthénogamie. Phénomène compensateur de la sexualité disparue, consistant en une fusion des noyaux du gamète femelle ou en la fusion de deux gamètes femelles.
 - C. Pseudogamie. Phénomène compensateur de la sexualité, consistant en la fusion de deux cellules qui ne sont pas différenciées en gamètes ou en une fusion nucléaire s'effectuant dans une cellule végétative. La cellule qui a été le siège de ce phénomène est le point de départ d'un nouvel individu.
- III. Apomixie. Phénomènes parthénogénétiques ou apogamiques sans aucune fusion nucléaire.
- A. Parthénogénèse. Développement apomixique d'un œuf.
 - B. Apogamie. Développement apomixique d'un individu à partir d'une cellule non différenciée en œuf.

A. Copulation hologamique.

On ne connaît pas beaucoup d'exemples d'hologamie. Ce phénomène ne se rencontre que dans le *Basidiobolus*, dans les Saccharomycétacées et les Endomycétacées. Il présente, dans ces Champignons, la curieuse particularité de s'opérer le plus souvent entre des cellules de parenté très rapprochées. Ces hologamies sont donc souvent des phénomènes automixiques: elles se rapportent à la pédogamie de Hartmann. Seulement, comme nous l'avons montré à propos des levures et des Endomycétacées, il est impossible d'établir une limite tranchée entre l'automixie et l'amphimixie, car la fécondation peut être indifféremment automixique et amphimixique. Il semble que le degré de parenté n'ait aucune importance dans ces Champignons et que ce se soit toujours les cellules les plus rapprochées qui s'unissent. La fécondation paraît donc suivre la loi du moindre effort. Aussi l'expression de pédogamie ne peut avoir un sens précis dans les Champignons et nous n'en tiendrons pas compte ici.

Le caractère automixique des processus que nous allons décrire est en contradiction avec les idées ordinairement admises sur la signification de la sexualité. On sait qu'à la suite des idées de Weismann, on admet généralement que la fécondation ne peut s'effectuer qu'entre des cellules de parenté très éloignées apportant par conséquent à l'œuf des caractères héréditaires dissemblables, ce qui est en somme la raison d'être de la fécondation. Hartmann et un certain nombre d'auteurs pour concilier ces faits avec la théorie ont admis que l'automixie est un phénomène rétrogradation de la sexualité. Cette explication est vraie pour un grand nombre de formes d'automixie tels que la parthénogamie et la pseudogamie qui sont des phénomènes compensateurs d'une sexualité éteinte, mais ne paraît pas s'appliquer aux phénomènes que nous allons décrire ici qui offrent plutôt le caractère de phénomènes primitifs.¹⁾

¹⁾ A la suite de ses recherches sur la sexualité des Champignons, Dangeard a été amené à formuler une théorie de la sexualité qui permet d'expliquer ces faits. D'après, l'éminent botaniste, la reproduction sexuelle est une forme primitive de la

A. Basidiobolus. — C'est Eidam qui a observé pour la première fois la reproduction sexuelle de *Basidiobolus ranarum* (1886), étudiée ensuite par Chemielewsky, Raciborski et Flairchild. Voici comment elle s'effectue, d'après ces auteurs: Deux cellules intercalaires et contigües d'un même filament poussent deux petits prolongements en forme de becs qui s'affrontent. Ces deux cellules renferment chacune un seul noyau. Ce noyau se divise, une moitié vient dans le bec qui s'isole par une cloison, l'autre moitié reste dans la cellule-mère. Tandis que les noyaux des becs dégèrent, une ouverture se fait dans la cloison qui séparait les deux cellules-mères et par là le noyau et le cytoplasme d'une des cellules passe dans la cellule voisine qui devient l'œuf (fig. 22). Les deux noyaux sexuels restent longtemps accolés sans se fusionner: Chemielewsky n'a pu observer leur fusion et Raciborski a constaté que cette fusion peut ne se produire que 12 jours après la copulation.

Il est à remarquer que les deux cellules qui s'unissent sont très voisines, puisque contigües. Toutefois, elles sont séparées par une génération, puisqu'elles subissent une division avant de copuler, mais on peut tout au moins les considérer comme cousines germaines. D'ailleurs Eidam a constaté que parfois l'œuf peut se faire aux dépens d'une conidie du Champignon: celle-ci se divise par une cloison et les deux cellules-filles qui en résultent copulent suivant la règle. En ce cas, les gamètes qui copulent sont indubitablement cousines germaines. Il s'agit donc d'un cas d'automixie (pédogamie). C'est le premier exemple qui ait été observé de ce phénomène.

Dans une étude plus récente, Voycicki a constaté cependant que le noyau des cellules copulantes de *Basidiobolus ranarum* subit non pas une, mais plusieurs divisions: une première division mitotique se produit et les deux noyaux qui en résultent se rendent dans la cellule du bec et y dégèrent. Il reste un noyau dans chaque cellule-mère. Après le passage du noyau mâle dans la cellule femelle, les deux noyaux sexuels subissent encore une ou plusieurs divisions directes cette fois; les nouveaux noyaux se résorbent, sauf deux qui se fusionnent. En somme, ce serait là un fait comparable à l'émission des globules polaires de l'œuf. Les gamètes qui s'unissent seraient donc, d'après Voycicki, séparés par trois ou cinq générations. Toutefois ils n'en restent pas moins très proches parents.

Lœwenthal a observé dans le *Basidiobolus lacertae* une copulation identique et s'est attaché à démontrer que dans ce Champignon les

nutrition, c'est de l'autophagie. Les gamètes sont des éléments affamés qui s'unissent par nécessité physiologique apportée par cet état. C'est là qu'il faut trouver, selon Dangeard (5), l'origine de la sexualité. Aussi comprend-on que l'automixie puisse exister chez les organismes inférieurs et représente un processus d'ordre primitif.

deux cellules copulantes sont toujours ou des cellules-sœurs issues de la plus récente bipartition ou parfois des cellules cousines résultant de l'avant-dernière bipartition, mais contigües et non encore séparées l'une de l'autre par contraction.

De son côté Fries (1) a décrit des phénomènes analogues dans le *Basidiobolus myxophilus*. Mais il constate, que, dans cette espèce, deux divisions se produisent dans les cellules copulantes; l'un des noyaux issus de la première division émigre dans un petit bec situé au voisinage de la cloison. La seconde division donne le noyau sexuel définitif et un second noyau qui émigre dans un nouveau bec qui se forme dans la région opposée à celui de la première division.

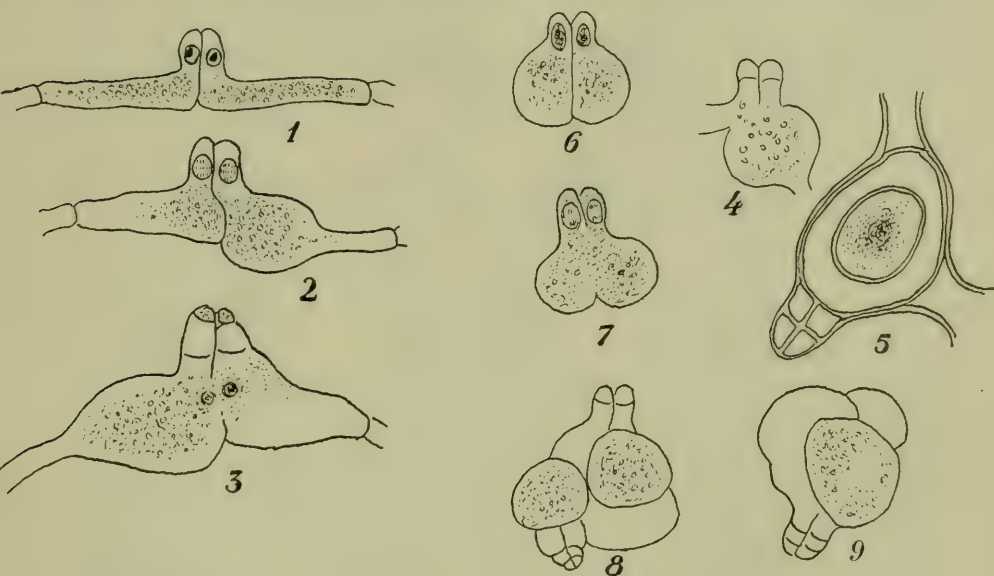


Fig. 22. Copulation dans *Basidiobolus lacertae*. 1 Accolement de deux cellules contigües du même filament. 2 Division du noyau des deux cellules. 3 et 4 Formation dans le bec émis par chacune des deux cellules d'une petite cellule dégénérée et fusion des deux cellules-mères. 5 Oospore-mûre. 6 à 9 Copulations effectuées aux dépens de deux cellules provenant de la division d'une conidie (d'après Eidam).

B. Saccharomycétacées. — L'hologamie se rencontre encore dans certains Ascomycètes inférieurs (Saccharomycétacées et Endomycétacées). Dans la famille des Saccharomycétacées, la copulation a été démontrée par nous (4, 6 et 13) il y a une dizaine d'années (1901).

Elle a d'abord été observé dans le genre *Schizosaccharomyces* où elle avait été entrevue par Schiönnning (1896) et Hoffmeister (1899). Dans le *Sch. octosporus*, nous avons observé les phénomènes suivants: Deux cellules identiques et voisines se réunissent l'une à l'autre au moyen d'un canal de copulation formé par la soudure de deux petits

becs émis par chacune d'elles. La cloison mitoyenne qui sépare les deux gamètes au milieu du canal de copulation ne tarde pas à se résorber, puis le noyau de chacun des gamètes s'introduit dans le canal et c'est là que s'effectue la fusion nucléaire. Celle-ci opérée, les deux gamètes achèvent leur fusion et bientôt ne forment plus qu'une seule cellule ovale qui grossit et se transforme en un asque où naissent indifféremment 4 ou 8 spores (fig. 23). Toutefois, la fusion des gamètes n'est pas toujours complète et l'asque qui en résulte conserve parfois un léger sillon médian, vestige du canal de copulation. Il arrive même que dans certains cas les gamètes restent individualisés et que l'asque soit constitué par deux cellules réunies par un canal de copulation. En ce cas, les spores se forment au nombre

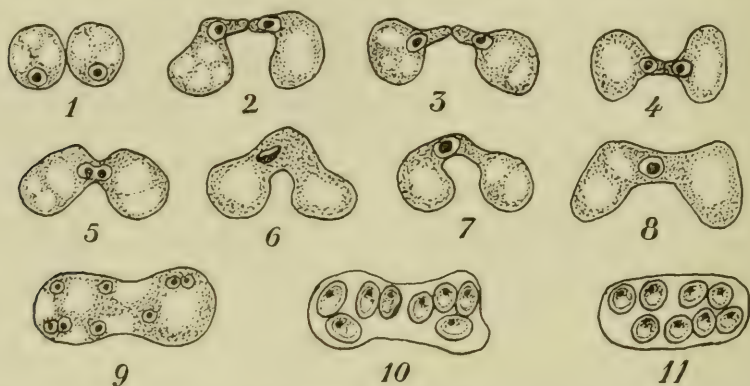


Fig. 23. Copulation isogamique dans *Schizosaccharomyces octosporus*. 1 Deux gamètes accolés. 2 à 4 Réunion des deux gamètes. 5 à 6 Fusion nucléaire. 7 et 8 Stades succédant à la fusion nucléaire. 9 Zygospore dans laquelle le noyau a formé par trois divisions successives 8 noyaux. 10 et 11 Asques mûrs (d'après Guilliermond).

de 4 ou de 2 dans chaque cellule. On observe donc dans cette levure tous les passages entre la fusion complète et la fusion incomplète.

Dans le *Sch. Pombe* et le *Sch. mellacei*, deux espèces très voisines, la copulation s'opère de la même manière avec cette seule différence que la fusion reste toujours incomplète. Les deux gamètes se réunissent par un canal de copulation dans lequel s'opère la fusion nucléaire et le mélange des cytoplasmes. Le noyau provenant de cette copulation ne tarde pas à se diviser et les deux noyaux-fils qui en résultent émigrent dans les deux renflements de la zygospore où ils subissent bientôt une autre division nécessaire à la formation des spores. La zygospore se transforme alors en un asque qui conserve la forme d'un haltère ou de deux cornues réunies par le même goulot. Les spores, toujours au nombre de 4, naissent par paire dans les deux renflements de l'asque.

Ici comme dans les Endomycétacées que nous étudierons plus loin, le sporophyte ne paraît pas être représenté on tout au moins se trouve réduit à l'asque. Les processus de division de l'asque n'ont pas été observés, mais, d'après ce qu'on sait de l'asque des Ascomycètes supérieurs, la réduction chromatique doit s'opérer au cours des divisions nucléaires de l'asque.

Barker (1901) (1) a signalé à la même époque l'existence d'une copulation dans une levure bourgeonnante, découverte par lui et qui a reçu le nom de *Zyg. Barkeri*. Celle-ci s'opère comme dans les *Sch. Pombe* et *mellacei*, la fusion reste incomplète. Mais n'ayant pu différencier le noyau et observer la fusion nucléaire, l'auteur a d'abord hésité à considérer ce phénomène comme une véritable fécondation. Ce n'est qu'en 1902 (2) à la suite de nos premières recherches qu'il parvient à mettre en évidence le noyau et à suivre la fusion nucléaire. Celle-ci est constatée ensuite par nous (13).



Fig. 24. Copulation dans *Debaryomyces globosus*. 1 à 4 Isogamie entre deux cellules adultes. 5 à 9 Hétérogamie entre une cellule-mère et un petit bourgeon (d'après Guilliermond).

Depuis cette époque de nombreux exemples de copulation ont été retrouvés chez les levures bourgeonnantes et on a reconnu que ce phénomène est très fréquent. Plusieurs autres *Zygosacharomyces* ont été découverts, mais ils n'ont été l'objet d'aucune étude cytologique.

Plus récemment, nous (17 et 25) avons montré l'existence de phénomènes hétérogamiques dans deux levures: *Debaryomyces globosus* et *Zygos. Chevalieri*. Dans la première, la copulation s'effectue de manières très diverses (fig. 24).

Dans un certain nombre de cas, environ 25 %, elle s'opère comme dans les *Zygosacharomyces*: deux cellules voisines se réunissent par un canal de copulation, les deux noyaux copulateurs se fusionnent dans le canal. Deux cas peuvent alors se produire: S'il se forme deux spores, le noyau de copulation se divise, et les deux noyaux-fils qui en résultent émigrent dans les deux renflements de l'asque qui produisent chacun une spore. Si, au contraire, il ne se forme qu'une seule spore, le noyau de copulation, sans se diviser, pénètre simplement dans l'un des renflements et c'est là qu'apparaît bientôt la spore.

Dans tous les autres cas, l'asque se forme soit par parthénogénèse, soit plus souvent par un phénomène spécial qui consiste en la fusion d'une cellule adulte avec un minuscule bourgeon qu'elle vient de former. Tout le contenu de ce dernier passe dans la cellule adulte où se produit un mélange cytoplasmique et une fusion nucléaire. Celle-ci se transforme alors en un asque à 1 ou 2 spores.

Nous avons (25) d'abord interprété ces copulations entre une cellule-mère et son bourgeon comme des formes anormales résultant de la rétrogradation de la sexualité. Par diminution de l'attraction sexuelle, la copulation ne pourrait plus s'opérer entre deux cellules adultes séparées: la fusion d'une cellule-mère avec son bourgeon aurait donc remplacé la copulation normale et aurait eu la valeur d'une parthénogamie.

Mais dans un mémoire plus récent (25), nous avons cru pouvoir admettre qu'il s'agissait plutôt de phénomènes hétérogamiques: *Deb. globosus* pourrait être considéré soit comme une forme primitivement isogamique passant à l'hétérogamie, soit comme une forme où l'hétérogamie est en voie de rétrogradation et tend à être remplacée par l'isogamie.

Ce qui rend vraisemblable cette opinion, c'est la découverte que nous avons faite dans la suite du *Zyg. Chevalieri*, levure nettement hétérogamique où tous les asques résultent de la copulation de deux cellules de dimensions sensiblement différentes (fig. 25). L'une très petite, qui représente le gamète mâle, est une cellule jeune qui vient de naître; l'autre beaucoup plus grosse, qui est le gamète femelle, est une cellule plus âgée ayant achevé son développement. Les deux cellules se réunissent au moyen d'un canal de copulation, puis tout le contenu du gamète mâle passe dans le gamète femelle où s'effectue la fusion nucléaire et le mélange protoplasmique. Cette fusion opérée, le gamète femelle transformé en œuf s'isole du gamète mâle par une cloison transversale et produit bientôt des spores dont le nombre varie de 1 à 4. Pendant ce temps, la membrane du gamète mâle se résorbe. Aussi est il rare d'observer un asque adulte qui conserve des traces du gamète mâle. Ici la copulation peut se produire comme dans *Debaryomyces* entre une cellule-mère et son bourgeon, mais le plus souvent elle s'effectue entre des cellules de provenances différentes.

Plus récemment, Nadson et Konokotine ont découverts une levure voisine du genre *Debaryomyces*, *Guilliermondia fulvescens*, qui offre une aussi copulation hétérogamique. La fusion se fait ici constamment entre une cellule adulte et un des petits bourgeons formes par cette dernière. Tout le contenu du petit bourgeon passe dans la cellule adulte, puis celle-ci forme par bourgeonnement une nouvelle cellule dans laquelle s'introduit son contenu, et qui se transforme en asque à une seule spore (fig. 26). Ici il y a donc un commencement

de sporophyte, qui permet d'établir un lien de parenté entre les Ascomycètes inférieurs et les Ascomycètes supérieurs. L'étude cytologique de cette levure n'a malheureusement pas été entreprise.

Il est intéressant de constater que dans la plupart des cas, la copulation des levures s'opère entre des cellules de parenté très rapprochée. C'est ce que nous nous sommes attachés à mettre en évidence dans les *Schizosaccharomyces* et les *Zygosaccharomyces*. Ce sont, d'après nos observations, les cellules les plus rapprochées qui s'unissent. Cependant, ce caractère automixique n'est pas général, car il y a de nombreux cas, où la copulation devient amphimixique. C'est ce qu'on observe notamment dans les cultures manifestant une tendance à perdre leur pouvoir sporogène: en ce cas, les cellules qui

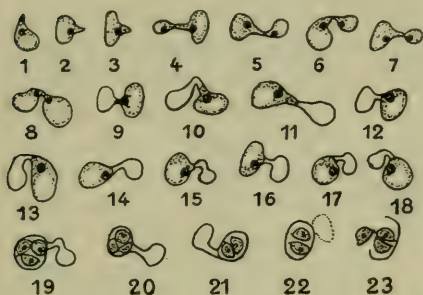


Fig. 25. Copulation hétérogamique dans *Zygosaccharomyces Chevalieri*. 1 à 3 Gamètes émettant des becs en vue de la copulation. 4 à 8 Réunion des deux gamètes. 9 à 18 Passage du contenu du microgamète dans le macrogamète. 19 à 22 Formation de l'asque. 23 Mise en liberté des spores (d'après Guilliermond).

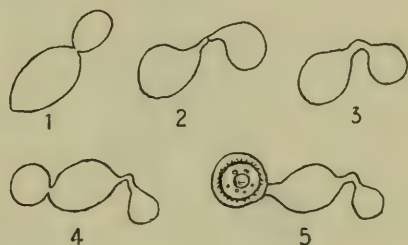


Fig. 26. Copulation hétérogamique dans *Guilliermondia fulvescens*. 1 Cellule adulte (macrogamète) et son bourgeon (microgamète). 2 à 5 Divers stades de la copulation et de la formation de l'asque (d'après Nadson et Konokotine).

ont conservé ce pouvoir se trouvent souvent entremêlées à des cellules asporogènes et ne peuvent s'unir qu'avec des cellules sporogènes plus ou moins éloignées et de parenté très distincte. Dans *Deb. globosus* et *Guilliermondia*, l'automixie est au contraire la règle, puisque la copulation s'opère entre une cellule-mère et l'un de ses bourgeons.¹⁾

La copulation des levures s'opère donc entre les cellules les plus voisines même lorsqu'elles proviennent d'une même génération et semble suivre par là la loi du moindre effort. Il ne semble pas que, dans le cas des levures (exception faite peut être de *D. globosus* et

¹⁾ Nadson distingue deux cas d'automixie dans la sexualité des levures: 1^o la copulation entre deux cellules sœurs ou proches parentes, représentée par le *Sch. octosporus* par exemple et qu'il désigne sous le nom d'adelphogamie, 2^o la copulation entre une cellule-mère et son bourgeon, comme dans *Guilliermondia*. Il réserve le terme de pédogamie à ce dernier cas seulement.

Guilliermondia), l'automixie puisse être considérée comme un phénomène dégénératif. C'est plutôt selon nous (19) un phénomène primitif.

C. Endomycétacées. — On connaît depuis fort longtemps la copulation de l'*Eremascus albus* découvert par Eidam, malheureusement les phénomènes cytologiques de cette copulation n'ont pas été observés.

M^{lle} Stoppel (1907) a découvert récemment une autre espèce d'*Eremascus*, l'*E. fertilis* et en a fait une étude cytologique détaillée. Cette étude a été vérifiée et complétée ensuite par nous (18) (1909).

Voici d'après les observations de M^{lle} Stoppel et les nôtres comment s'opère cette copulation (fig. 27):

Les rameaux du mycélium destinés à produire les gamètes offrent généralement des cellules à un seul noyau. La copulation s'effectue soit entre deux cellules contigües d'un même filament, soit entre deux cellules appartenant à des filaments différents. Elle est donc indifféremment amphimixique ou automixique. Les deux cellules, s'unissent au moyen de petits diverticules qui se rejoignent et s'anastomosent, formant ainsi un canal de copulation dont la cloison mitoyenne ne tarde pas à se résorber. Une partie

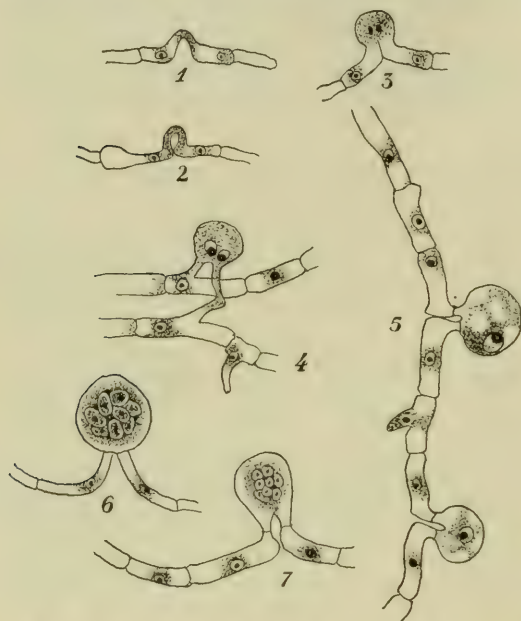


Fig. 27. Copulation dans *Eremascus fertilis*.

1 et 2 Réunion de deux cellules contigües du même filament. 3 Formation de l'œuf. 4 Formation d'un œuf aux dépens de deux filaments différents. 5 Oeufs formés par des cellules contigües d'un même filament et dans lesquels les 2 noyaux se sont fusionnés; 6 et 7 Asques octosporés (d'après Guilliermond).

du cytoplasme des deux cellules s'introduit dans ce canal, puis se concentre au milieu de ce dernier qui forme un renflement sphérique qui deviendra la zygospore. A ce moment, chacune des deux cellules divise son noyau: l'un des noyaux-fils qui en résulte reste dans la cellule, l'autre s'introduit dans la zygospore. Là, les deux noyaux sexuels se fusionnent bientôt en un seul gros noyau, puis cette fusion opérée, la zygospore se sépare, par une cloison transverse, des deux branches qui lui ont donné naissance. A partir de ce stade la zygospore grossit et se transforme en un asque octosporé.

Nous (18) avons démontré l'existence d'une copulation hétérogamique dans une autre Endomycétacées, l'*E. Magnusii*.

Le Champignon offre un thalle dont les articles sont généralement multinucléés, mais dans les rameaux destinés à produire les organes sexuels, les noyaux deviennent de moins en moins nombreux dans les articles et ceux-ci montrent une tendance à passer à la structure uninucléées.

Les organes sexuels naissent aux dépens de certains rameaux du mycélium, dont les uns renflées et à contenu très dense constituent



Fig. 28. Copulation dans *Endomyces Magnusii* (d'après Guilliermond).

les oogones, et dont les autres plus minces et à contenu hyalin fournissent les anthéridies.

L'oogone est une cellule assez allongée formée de deux portions distinctes: une portion supérieure renflée, qui offre un cytoplasme très dense et un seul noyau et une partie inférieure occupée par de grosses vacuoles et qui renferme un à deux noyaux (fig. 28). La portion supérieure représente le gamète femelle, et la partie inférieure formera le pédicelle, mais ces deux cellules ne se délimiteront généralement qu'après la copulation. D'ordinaire, la partie supérieure de l'oogone se recourbe en crosse comme pour essayer de rejoindre une anthéridie

voisine. L'anthéridie apparaît comme une cellule ordinairement très allongée, un peu enroulée en hélice et formée d'un cytoplasme très pauvre et très vacuolaire avec deux ou trois noyaux. Lorsqu'un oogone et une anthéridie sont parvenus à se rencontrer, ils entrent aussitôt en communication. L'accolement des deux cellules s'effectue toujours de très bonne heure, et ordinairement avant la différenciation du gamète femelle et du gamète mâle. La pointe de l'anthéridie s'applique contre l'extrémité de l'oogone: elle forme autour de cette dernière une sorte de renflement en ventouse dans lequel se concentre le cytoplasme et pénètre l'un des noyaux; puis le renflement se sépare du reste de l'anthéridie par une cloison transversale délimitant ainsi une cellule courte à contenu dense qui représente le gamète mâle.

Dans la suite, la cloison qui sépare l'anthéridie de l'oogone ne tarde pas à se résorber, les deux masses protoplasmiques n'en forment plus qu'une et les deux noyaux, le noyau mâle et le noyau femelle, se rapprochent l'un de l'autre. Ce n'est généralement que lorsque le gamète mâle et l'oogone ont accomplis leur fusion que le gamète femelle se sépare du pédicelle par une cloison transversale. L'œuf, ainsi formé et délimité, contient encore les deux noyaux sexuels, mais ceux-ci ne tardent pas à se confondre en un seul.

La fusion nucléaire opérée, l'œuf subit une augmentation de volume considérable et se transforme en un asque tétrasporé.

B. Copulation mérogamique.

Monoblépharidées. — La mérogamie si fréquente chez les Algues et les Protozoaires est au contraire fort rare chez les Champignons. On ne la rencontre que dans quelques cas, notamment dans les Monoblépharidées, où elle a été observé pour la première fois par Maxime Cornu, puis par de Lagerheim. C'est à ce dernier qu'on doit la connaissance des phénomènes cytologiques de cette fécondation: l'oogone et les anthéridies sont, d'après cet auteur, uninucléés dès le début. Les processus intimes de la fécondation restent encore peu connus et demanderaient de nouvelles recherches.

C. Gamétangie.

Dans la gamétangie¹⁾, il y a à distinguer deux cas, l'un qui paraît primitif où la copulation des gamétanges aboutit à un œuf composé,

¹⁾ La gamétangie, selon Dangeard (9), dériverait de la mérogamie. Ancestralement, les gamétanges fourniraient des gamètes qui une fois expulsés au dehors se fusionnaient deux à deux pour former autant d'œufs. Ce mode fréquent chez les

par la fusion par paires des noyaux de chaque gamétange. L'autre qui semble dériver du premier où seul un énergide reste fonctionnel dans chaque gamétange. La copulation n'a lieu qu'entre une seule paire d'énergides et fournit un œuf simple, tous les autres énergides dégénèrent et sont utilisés à la nutrition de l'œuf. Le dernier cas est réalisé lorsque les gamétanges offrent une différenciation sexuelle. Le gamétange mâle renfermant généralement beaucoup plus de noyaux que le gamétange femelle, la fusion ne peut plus s'effectuer entre chaque énergide. Aussi Dangeard (9) considère-il ce dernier cas comme résultant de l'hétérogamie.

On rencontre d'ailleurs tous les intermédiaires entre les deux modes de gamétangie, de même qu'entre la mérogamie et la gamétangie.

Mucorinées. — Le type le plus caractéristique de gamétangie avec fusion par paire de tous les énergides semble réalisé chez les Mucorinées.

La reproduction sexuelle des Mucorinées est depuis longtemps classique. Elle fut observée pour la première fois par Ehrenberg en 1820. Cependant les phénomènes intimes de cette reproduction sont restés absolument inconnus jusqu'à nos jours, par suite de la difficulté que présente leur étude. Il a fallu attendre les perfectionnements de la technique cytologique pour l'aborder et aujourd'hui encore elle reste controversée.

Les premières observations sur ce sujet sont dûes à Léger (1895) Cet auteur n'a pu obtenir des résultats précis et ses observations mises en doute par Dangeard et de Istwanffi ont été reprises plus tard par Grüber (1). Ce dernier a observé, dans les premiers stades de la copulation de *Sporodinia grandis*, l'existence d'un grand nombre de noyaux dans chaque gamétange. Lorsque la zygospore est formée, ceux-ci se trouvent dispersés dans le cytoplasme. Au bout de 8 à 14 jours, ils se localisent surtout à la périphérie. Les noyaux sont

Algues ne se serait conservé que chez les Monoblépharidées. Dans les Algues, grâce à la nutrition holophytique, les gamètes une fois expulsés du gamétange peuvent vivre assez longtemps en attendant la copulation, l'œuf de son côté peut se suffire et augmenter ses réserves, toujours grâce à la présence de la chlorophylle. Au contraire, les gamètes des Champignons n'ayant pas cette ressource, la mérogamie ne s'est conservé que dans les Monoblépharidées. Mais ici le gamétange femelle ne fournit qu'une oosphère: celle-ci renferme donc condensée en un élément unique la valeur de plusieurs gamètes, aussi l'oosphère est-elle riche en substance de réserve, ce qui permet à l'œuf de suffire aux débuts de la germination. Mais ce mode de reproduction est désavantageux, il a le grave inconvénient d'entretenir une inégalité très grande entre le nombre des gamètes mâles et des gamètes femelles d'où une perte considérable de substance. Aussi a-t-il disparu dans tous les autres Champignons: ceux-ci ont tourné la difficulté en réalisant l'union des gamétanges eux mêmes qui se mettent en communication. Comme un certain nombre des énergides ne subissent pas la copulation et servent à nourrir les autres, il en résulte un grand avantage.

tous également petits et conservent leur situation dans le cytoplasme pendant 5 à 6 semaines. Grüber n'a pas pu observer leur fusion.

Dangeard (9) a précisé la question par l'étude de la même espèce et de *Mucor fragilis* (fig. 29). Dans les *Mucor fragilis*, le cytoplasme s'accumule dans les gamétanges qui chacun renferment un certain nombre de noyaux (de 20 à 40). Bientôt les gamétanges s'isolent de leur suspenseur par une cloison basilaire, puis la membrane de séparation des deux gamétanges se résorbe et il se forme une zygospore. Celle-ci ne tarde pas à sécréter sous sa membrane primitive une seconde membrane qui présente des plaques irrégulières et brunes, ébauches des épines qui la recouvriront plus tard. Elle se renfle en tonnelet: son contenu est dense et les noyaux varient entre 40 et 100 environ. Peu à peu, la zygospore prend une forme sphérique, son cytoplasme devient alvéolaire et ses noyaux subissent une division qui double leur nombre. C'est à ce moment que s'effectuent les fusions nucléaires qui se manifestent par la présence de trois sortes de noyaux: les uns petits et accolés l'un à l'autre qui se préparent à se fusionner, les autres plus gros, allongés et pourvus de deux nucléoles qui représentent des noyaux en voie de fusion; les troisièmes enfin sont sphériques, très gros: ils résultent de la copulation de deux noyaux. La fusion nucléaire une fois achevée, la zygospore épaissit sa membrane et se recouvre de protubérances, puis passe à l'état de vie relentie. Dans les zygospores âgées, Dangeard retrouve toujours, à côté des gros noyaux provenant de cette copulation, de petits noyaux qui ne sont pas conjugués et qui sont en voie de dégénérescence.

Dans *Sporodinia grandis*, chaque gamétange une fois délimité par une cloison, renferme un nombre considérable de noyaux, qui dépassent généralement un millier, et un cytoplasme dense et finement réticulé. La zygospore augmente de volume, son cytoplasme devient alvéolaire et les noyaux sont au nombre de 4 à 5000. En raison de ce nombre considérable de noyaux que renferme la zygospore, Dangeard pense qu'il s'y est produit une mitose comme dans le *Mucor fragilis*, mais celle-ci n'a pas été observée. Bientôt la couche interne de la membrane se double en dedans par une membrane épaisse, incolore, à stries concentriques. Toute la zygospore prend alors une structure vacuolaire et l'on observe des copulations nucléaires; celles-ci ne se produisent pas simultanément. Dans la zygospore à maturité, la structure vacuolaire fait place à une structure alvéolaire.

Lendner arrive avec *Sporodinia grandis* à des résultats tout à fait différents de ceux observés par Dangeard. Dans les jeunes stades, il constate que les deux gamétanges offrent de nombreux et petits noyaux. Peu à peu, l'un des gamétanges pénètre plus ou moins

dans l'autre qui reste inactif, ce qui indiquerait une différence de sexe. Peu de temps après, les gamétanges se séparent de leur suspenseur par une cloison et la résorption de la membrane mitoyenne commence. La zygospore qui en résulte renferme de très nombreux et petits noyaux.

A ce moment, il n'est pas rare de rencontrer deux noyaux disposés symétriquement des deux cotés de la membrane qui vient de se

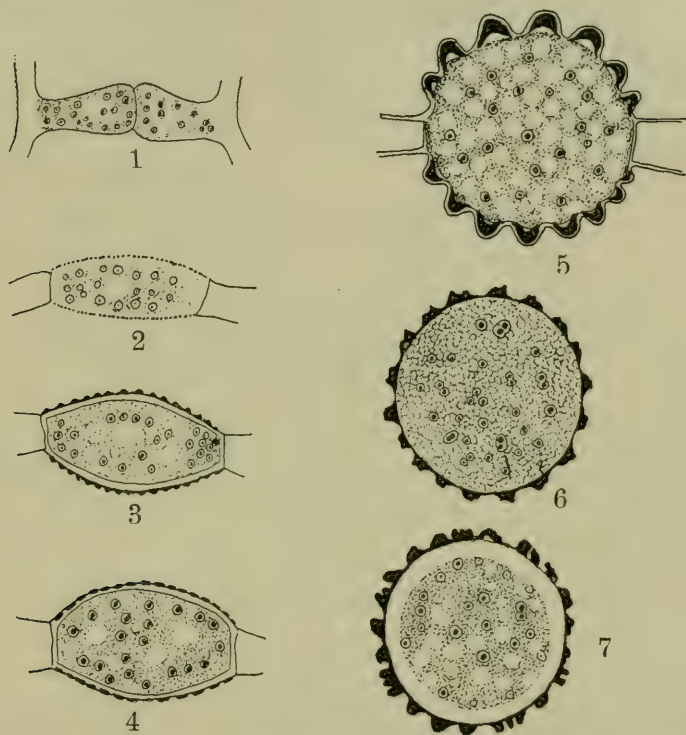


Fig. 29. Gamétangie dans *Mucor fragilis*. 1 à 5 Divers stades de la fécondation. 6 Fusions des noyaux de la zygospore. 7 Stade où les fusions nucléaires sont achevées (d'après Dangeard).

résorber (fig. 30). A l'intérieur de ceux-ci, il est facile de distinguer deux masses plus colorées correspondant sans doute à deux chromosomes. Les noyaux sont assez gros et mesurent 4 à 6 μ . Plus tard, les petits noyaux se divisent: ils sont généralement accolés par paires et les deux noyaux de chaque paire se divisent simultanément. L'endner pense que c'est cette disposition des noyaux que Dangeard a considéré comme représentant une fusion nucléaire. Le rôle probable de ces noyaux est de présider à la formation de la membrane de la

zygospore; ils s'accumulent en effet à la périphérie de la zygospore et ne paraissent subir aucune dégénérescence.

Pendant la formation des épaisissements de la membrane, les deux gros noyaux, qui sont les noyaux reproducteurs, se rapprochent l'un de l'autre et restent accolés l'un à l'autre pendant quelques temps, puis ils se fusionnent en un seul noyau.

Les deux noyaux reproducteurs auraient, d'après Lendner, 2 chromosomes. Le noyau copulé en renfermerait donc 4. L'auteur ne se prononce pas sur le stade où s'effectue la réduction chromatique.

Moreau, un élève de Dangeard, s'est consacré dans ces dernières années à l'étude des phénomènes cytologiques de la reproduction sexuelle des Mucorinées et a résumé ses résultats dans une série de notes préliminaires.

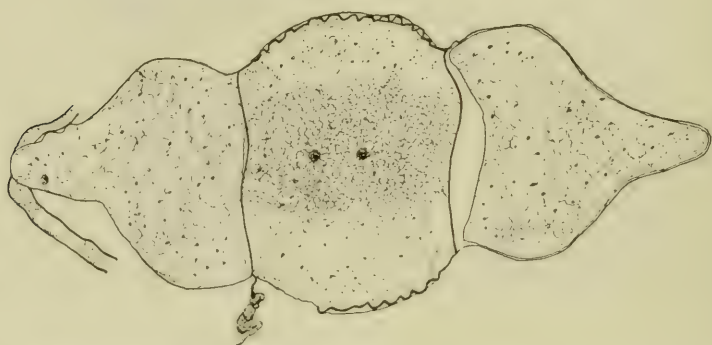


Fig. 30. Gamétangie dans *Sporodinia grandis*: la zygospore renferme deux noyaux copulateurs (d'après Lendner).

Cet auteur a observé (2) d'abord deux espèces à fécondation isogame, *Sporodinia grandis* et un *Mucor* indéterminé qui lui ont permis de vérifier entièrement les résultats de Dangeard. Dans le *Mucor species* par exemple, les gamétanges au moment où ils viennent de se fusionner renferment un nombre variable de noyaux et un cytoplasme à larges mailles. Peu de temps après, les noyaux offrent des figures de mitose et le cytoplasme devient alvéolaire, ensuite réticulé-alvéolaire, puis la membrane de la zygospore s'épaissit et s'entoure d'une exospore épineuse. C'est alors que se produit la fusion nucléaire. Les noyaux se disposent par paires, puis se fusionnent tous en même temps. Les noyaux provenant de cette fusion offrent d'abord deux nucléoles, puis ceux-ci ne tardent pas à se fusionner à leur tour. On trouve toujours dans les zygosporos quelques noyaux plus petits qui ne se sont pas fusionnés et qui finissent par dégénérer (fig. 31, 1).

Moreau (2, 3 et 5) a étudié en outre plusieurs espèces physiologiquement homothallées et à fécondation morphologiquement hétérogame.¹⁾ (Un *Zygorhynchus* indéterminé, *Zygorhynchus Mölleri*, *Zyg. Vuilleminii*, *Zyg. Dangeardi*, *Absidia Orchidis* et *Mucor hiemalis*.)

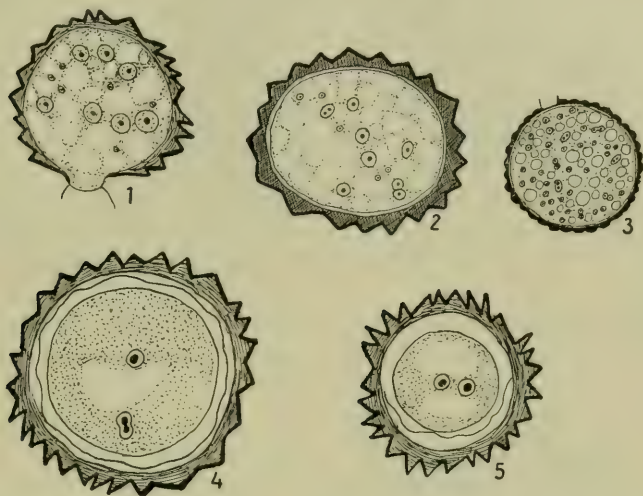


Fig. 31. 1 Gamétangie dans *Mucor species*: Zygosporé agée avec de gros noyaux copulés et de petits noyaux en voie de dégénérescence. 2, Id dans *Mucor hiemalis*: gros noyaux copulés dont quelques-uns ont encore deux nucléoles, et petits noyaux en voie de dégénérescence. 3, Id. dans *Zygorhynchus species*: Zygosporé agée avec noyaux en voie de copulation. 4 et 5, Id. dans *Zygorhynchus Dangeardi*: 4 Zygosporé avec un noyau copulé et deux noyaux en voie de copulation. 5 Zygosporé agée avec ses deux noyaux copulés (d'après Moreau).

¹⁾ La place nous manque pour parler des beaux des travaux de Blakeslee sur l'omo- et l'hétérothallie, qui touchent plus à la physiologie qu'à la cytologie. On sait que ces travaux ont démontré que l'isogamie dans beaucoup de Mucorinées n'est qu'apparente et qu'en réalité les deux gamétanges qui s'unissent pour former l'œuf dérivent de thalles doués de propriétés physiologiques distinctes, n'appartenant par conséquent pas au même sexe. Rappelons que l'hétérogamie morphologique des gamétanges ne se rencontre que dans les espèces homothallées: le thalle est bisexué et les qualités sexuelles ne se séparent qu'à la formation des gamétanges. Les recherches de Vuillemin (3) et de Namyslowsky tendent à prouver que l'homothallie dérive de l'hétérothallie. Dans l'hétérothallie, on constate en effet que les thalles de sexe différent montrent une tendance à perdre leur sexe et devenir agames. En outre, il semble qu'ils puissent compenser cette perte de leur sexe par régénération des deux sexes dans le même thalle. L'homothallie dériverait donc de l'hétérothallie par régénération du sexe perdu. En outre, l'un des sexes régénérés dans le même thalle peut à son tour disparaître progressivement. C'est ce qui expliquerait l'hétérogamie morphologique des espèces homothallées, qui se manifeste par une inégalité des gamétanges. Cette hétérogamie ne serait pas une indice de différenciation sexuelle, mais marquerait la déchéance croissante d'un sexe aux dépens de l'autre. L'hétérogamie serait donc une dégradation de l'isogamie aboutissant à l'apomixie.

Dans cinq de ces espèces, la fécondation présente les mêmes caractères que dans les espèces précédentes. La zygospore renferme au début de nombreux noyaux; presque tous sont fonctionnels et se fusionnent; quelques uns seulement dégénèrent (fig. 31, 2 et 3).

Au contraire dans *Zygorhynchus Dangeardi*, les phénomènes sont un peu différents. Lorsque l'exospore est formée, le cytoplasme se remplit de graisse et s'enveloppe d'une endospore épaisse. A ce stade tous les noyaux, à l'exception de 4, entrent en dégénérescence, puis disparaissent complètement. Les 4 noyaux privilégiés grossissent, puis se fusionnent deux à deux de telle sorte que la zygospore ne renferme plus finalement que deux noyaux (fig. 31, 4 et 5).

D'après Moreau la réduction chromatique doit avoir lieu pendant la germination de la zygospore. La phase diploïde serait donc réduite à la zygospore, tandis que le thalle représenterait la phase haploïde.

Dans un mémoire plus récent, Grüber (2) a repris l'étude du *Zyg. Mölleri* et a obtenu des résultats tout à fait différents de ceux de Moreau. D'après cet auteur la zygospore ne proviendrait point de la fusion des deux gamétanges, mais serait produite par un seul d'entre eux, le plus petit. Celui-ci représenterait l'organe femelle.

Dans le gamétange mâle, le plus gros, il se produirait, à un moment donné, une séparation d'une petite partie du cytoplasme avec un certain nombre de noyaux, environ 30 à 40. Cette partie du gamétange représenterait l'élément mâle proprement dit: Par une ponctuation de la cloison qui sépare les deux gamétanges, cette petite masse de cytoplasme avec ses noyaux pénétrerait dans le gamétange femelle le plus petit. Là les noyaux mâles se fusionneraient ensuite avec une partie des noyaux femelles, les autres étant destinés à dégénérer. L'auteur pense, sans avoir pu le démontrer, que les gamétanges seraient le siège avant la fécondation d'une division nucléaire au cours de laquelle s'effectuerait la réduction chromatique. La fécondation opérée, la zygospore, formée aux dépens du gamétange femelle, augmente considérablement de volume et s'entoure d'une membrane verruqueuse et cutinisée. Grüber rapproche ce mode de fécondation de celui des Péronosporées.

Mais Moreau (4) s'est élevé avec vigueur contre ces résultats qu'il attribue à une erreur d'interprétation.

Une autre question de moindre importance reste controversée dans cette fécondation, c'est celle de l'origine de la membrane de la zygospore.

Deux théories sont en présence: l'une admet que la zygospore est une cellule nue dont les enveloppes protectrices constituent une membrane unique provenant de l'épaississement de la membrane des gamétanges. La seconde considère la zygospore comme une cellule

endogène se formant comme un œuf dans l'intérieur d'un oogone. Les membranes seraient alors emboîtées, l'intérieure appartenant seule à la zygospore, tandis que l'externe proviendrait des gamétanges conjugués.

On doit à Vuillemin (2) une étude importante sur cette question. Cet auteur distingue dans la membrane des zygospores environ cinq assises (fig. 33):

1° La matrice de la membrane qui est l'assise la plus interne. Elle est mince, d'aspect granuleux et joue à la fois le rôle d'assise génératrice de la membrane et d'intermédiaire entre le protoplasma actif et le reste de la membrane.

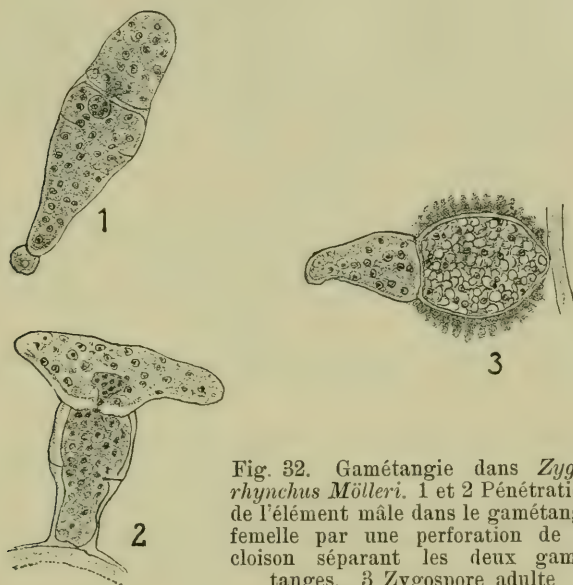


Fig. 32. Gamétangie dans *Zygo-rhynchus Mölleri*. 1 et 2 Pénétration de l'élément mâle dans le gamétange femelle par une perforation de la cloison séparant les deux gamétanges. 3 Zygospore adulte (d'après Grüber).

2° L'assise cartilagineuse, ainsi nommée parcequ'elle rappelle un cartilage. Elle est épaisse, réfringente et élastique.

3° La cuticelle médiane, mince pellicule, revêtant l'assise cartilagineuse.

4° L'assise charbonneuse, qui est assez épaisse et qui se reconnaît à son défaut d'élasticité, sa fragilité et sa coloration sombre, souvent noirâtre.

5° La cuticelle externe, assise superficielle, mince, appliquée à la précédente. Elle est tantôt élastique et pâle, tantôt cassante, noire et inextensible. On la trouve parfois réduite en lambeaux.

D'après Vuillemin (2), la membrane n'est pas liée à la fécondation. En effet, les épaisissements se forment aussi bien sur les azygospores que sur les zygozspores et dans ces dernières, ils se différencient déjà avant la fusion complète des gamètes. Aussi Vuillemin admet-il que la membrane de la zygozspore résulte simplement de la modification et de l'épaulement des membranes primitives de deux gamètes.

Tel n'est pas l'avis de Dangeard (9) qui admet, comme on l'a vu, que c'est en dedans de la membrane primitive que se différencient les autres enveloppes de la zygozspore. Lendner partage cet avis et pense que les petits noyaux, qui n'ont pas de rôle dans la copulation et vont se placer à la périphérie, présideraient à la formation des membranes. Il explique par là que la membrane puisse se différencier avant la fusion des gamètes, comme l'a constaté Vuillemin. Pour lui, comme pour Dangeard, de ces enveloppes naissent les protubérances sous formes de petits anneaux, d'abord distincts, accolés à l'intérieur de la membrane primitive. Puis, ces anneaux prennent la forme de cônes creux et se réunissent à leur base au moyen d'une membrane continue



Fig. 33. Membrane de la zygozspore montrant l'assise charbonneuse (a.c.) et la cuticulle externe (c) (d'après Vuillemin).

de même nature que les protubérances annulaires. Dans les stades suivants, la cuticelle externe se déchire sous la pression exercée par les protubérances qui grandissent. Aussi Lendner admet-il dans la zygozspore mûre la présence de deux membranes épaisses se détachant facilement l'une de l'autre, l'épisporé, épaisse et cutinisée (correspondant à l'assise charbonneuse et à la cuticelle externe de Vuillemin), et l'endospore, épaisse, légèrement ondulée et de nature cellulosique (correspondant à l'assise cartilagineuse, à la cuticelle médiane et à la matrice de Vuillemin). La cuticelle externe correspondrait à la membrane primitive des deux gamètes. Celle-ci est devenue rigide et incapable de s'accroître, aussi est-elle de bonne heure séparée du protoplasma et se fendille-t-elle sous la pression des couches internes. La zygozspore serait ainsi comparable à celle des Péronosporées.

Ajoutons que Vuillemin a observé au milieu de la membrane du tympan qui délimite les gamétanges une sorte de perforation grâce à laquelle les gamétanges et la zygozspore peuvent communiquer avec les suspenseurs.

Lendner a constaté de son côté que cette membrane peut dans certains cas se fermer tardivement. D'après lui, la membrane du tympan se fermerait d'une manière successive, de la périphérie au centre, ce qui permettrait donc les échanges nutritifs entre le suspenseur et le zygosporé.

B. Péronosporées. Le sexualité des Péronosporées est aujourd'hui une des questions les mieux connues de la cytologie des Champignons. Les premières études sur ce sujet sont dues à Fisch, Chmielewsky, Wager, Dangeard, de Istwanffi.

C'est Wager (1 et 4) qui avec l'étude de *Cystopus candidus* et de *Peronospora parasitica* a apporté les premiers résultats précis. D'après cet auteur, l'anthéridie et l'oogone renferment chacun de nombreux noyaux: ceux-ci ne tardent pas à subir une mitose au cours de laquelle s'effectue probablement la réduction chromatique. Dans la suite, l'un des noyaux de l'oogone se sépare des autres et devient le noyau de l'oosphère. L'anthéridie envoie dans l'oogone un seul de ses noyaux qui se fusionne avec le noyau de l'oosphère. Dans *Cyst. candidus*, le noyau de copulation subit ensuite une série de divisions et l'oospore mûre renferme 32 noyaux.

Berlese a observé des processus analogues dans *Cystopus Portulacae*, *Peronospora Ficariae*, *P. Alsinearum* et *P. effusa*. Toutefois, cet auteur ne partage pas l'opinion de Wager au sujet de la réduction chromatique. Selon lui, elle serait postérieure à la formation de l'œuf et s'effectuait au moment de la germination.

Les recherches de Stevens (1, 2 et 3) ont montré que ce mode de sexualité est loin d'être général. Cet auteur décrit trois formes de sexualité dans les Péronosporées.

1° Dans *Cystopus Bliti* et *Cystopus Portulacae*, l'anthéridies et l'oogone renferment de nombreux noyaux: ceux-ci sont au nombre d'environ 250 dans l'oogone et de 35 dans l'anthéridie. Le cytoplasme se différencie bientôt en ooplasme et périplasme. Ce dernier seul renferme les noyaux. Ceux-ci subissent une mitose. Un certain nombre des noyaux en voie de mitose sont situés sur la ligne de démarcation de l'ooplasme et du périplasme et les noyaux-fils qui en dérivent vont se placer, l'un dans l'ooplasme, l'autre dans le périplasme. Après cette division, l'ooplasme renferme environ 50 noyaux. Il possède au centre un coenocentre, qui semble exercer un rôle attractif vis à vis des noyaux mâles et femelles. Les noyaux de l'ooplasme subissent ensuite une deuxième mitose qui porte leur nombre à environ 100. Dans l'anthéridie, les noyaux subissent également deux mitoses successives et sont au nombre d'environ 100 (fig. 34).

C'est après la deuxième mitose de l'anthéridie et de l'oogone que se produit la fécondation. Elle consiste en une fusion par paires des

noyaux de l'anthéridie et de l'ooplasme. Les noyaux du périplasme ne jouent aucun rôle dans le phénomène: ils dégénèrent et servent comme le périplasme à la nutrition de l'œuf.

La reproduction sexuelle de *C. Bliti* est donc en somme une gamétangie typique analogue à celle qu'on rencontre dans la plupart des Mucorinées.

2° Dans *Cystopus Tragopogonis*, les phénomènes ne diffèrent pas au début, mais la fécondation ne se produit qu'entre un seul des noyaux de l'anthéridie et de l'oogone. Il n'y a donc dans l'anthéridie et



Fig. 34. Fécondation dans *Cystopus Bliti*. 1 Accolement de l'oogone et de l'anthéridie; 2 Stade de l'oogone où les noyaux se localisent dans le périplasme et subissent leur première mitose. 3 L'anthéridie s'introduit dans l'ooplasme au centre duquel on aperçoit le cenocentre. 4 Les noyaux de l'anthéridie et l'ooplasme subissent une seconde mitose. 5 Copulation des noyaux dans l'ooplasme. 6 Noyaux en voie de copulation. 7 Oospore mûre (d'après Stevens).

l'ooplasme qu'un seul noyau fonctionnel, tous les autres se détruisent. Après la copulation, l'unique noyau qui en résulte subit plusieurs mitoses répétées si bien que l'oospore est multinucléée (fig. 35, 1 à 4). Le *C. Tragopogonis* peut être considéré comme une forme de transition entre *C. Bliti* et *C. candida* que nous allons décrire.

3° Dans *Cystopus candidus*, le périplasme et l'ooplasme ne se différencient qu'après l'achèvement de la deuxième mitose: tous les noyaux, à l'exception d'un seul se rendent dans le périplasme qui s'isole par une cloison. L'anthéridie renferme un ou deux noyaux, un seul est employé à la fécondation et va se fusionner avec l'unique noyau de l'ooplasme (fig. 35, 5 et 6). Ici encore, le noyau copulé subit une série de divisions et l'oospore devient multinucléée.

Cette évolution de la sexualité dans les Péronosporées est considérée par Stevens comme dérivée de la gamétangie typique de *Cystopus Bliti*. D'après Dangeard (9), elle serait due à une accentuation de l'hétérogamie: lorsque l'anthéridie offre un nombre suffisant de noyaux, il y a gamétangie typique comme dans *C. Bliti*; au contraire lorsque l'anthéridie ne renferme pas assez de noyaux, la reproduction ne peut plus s'effectuer qu'entre un seul des noyaux mâles et femelles et on arrive ainsi au mode de fécondation de *C. Tragopogonis* et de *C. candidus*.

Stevens admet comme Wager que les mitoses qui précèdent la fécondation seraient le siège de la réduction chromatique.

Davis (1) décrit des phénomènes analogues et confirme en tous points les résultats de Stevens.

De son côté, Ruhland (2) retrouve dans *Cystopus Lepigioni*, un mode de sexualité analogue à celui de *C. candida*, seulement il constate que l'unique noyau de l'ooplasme subit avant la fécondation une mitose qui produit deux noyaux-fils dont l'un dégénère et dont l'autre devient le noyau femelle. Ruhland attache une grande importance à cette division nucléaire qui lui paraît générale chez tous les Péronosporées et qu'il retrouve dans *Peronospora Alsinearum*, *Sclerospora graminicola*, et *Plasmospora densa*. Il la considère comme destinée à assurer la réduction chromatique qui se placerait donc avant la fécondation.

Rosenberg retrouve des processus analogues dans *Plasmospora alpina*. Dans cette espèce, l'oogone renferme environ 45 noyaux dont le nombre se trouve doublé par une première mitose. Tous les noyaux passent le périplasme, à l'exception d'un seul qui devient le noyau de l'ooplasme et se place près du cœnocentre. A ce moment, une seconde mitose affectant presque tous les noyaux se produit. Le noyau de l'ooplasme en se divisant donne le noyau femelle et un noyau-frère qui dégénère. L'anthéridie contient d'abord 5 noyaux. Ceux-ci subissent comme les noyaux de l'oogone deux mitoses successives. Un seul de ces noyaux s'introduit dans l'ooplasme et se fusionne avec le noyau mâle.

S'appuyant sur le fait que les noyaux de l'oogone et de l'anthéridie traversent un stade synapsis avant la première mitose, Rosenberg considère les deux divisions successives comme des mitoses de réduction.

Plus récemment Krüger a repris l'étude de la fécondation de *Cystopus candidus* et de *Peronospora Ficarise* (fig. 36). Selon lui, les noyaux de l'anthéridie et de l'oogone sont le siège d'une seule mitose qui ne diffère pas de la mitose typique. Les noyaux qui résultent de cette mitose offrent donc le même nombre de chromosomes que les noyaux des cellules du mycélium. Ils émigrent dans le périplasme, sauf un seul qui devient le noyau de l'ooplasme. Contrairement aux observations précédentes, Krüger ne constate aucune mitose du noyau de l'ooplasme. L'anthéridie envoie dans l'ooplasme un seul noyau et les deux noyaux

males et femelles s'assemblent par paire et restent longtemps accolés avant de se fusionner. Le noyau de copulation se distingue par sa grande richesse en chromatine. Il subit bientôt plusieurs mitoses et l'oospore adulte est plurinucléée. La première de ces mitoses présente des caractères spéciaux qui font admettre à l'auteur qu'elle est hétérotypique. Les noyaux-fils qui résultent de ces divisions renferment 16 chromosomes, tandis que le noyau de la zygospore en possédait un plus

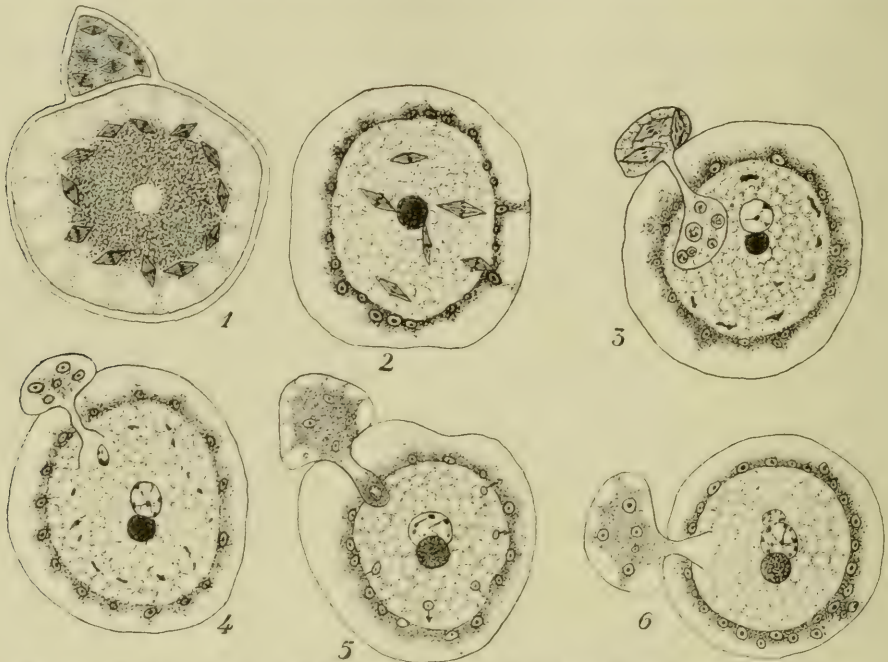


Fig. 35. Gamétangie dans *Cystopus Tragopogonis* (1 à 4) et dans *Cystopus candidus* (5 et 6). 1 Anthéridie et oogone avec noyaux en mitose. 2 Oogone dans l'ooplasme duquel les noyaux subsistent à côté du cénocentre, les autres sont en voie de dégénérescence. 4 Introduction d'un des noyaux mâles dans l'ooplasme. 5 Pénétration de l'anthéridie dans l'ooplasme dans *Cyst. candidus*. Un seul des noyaux de l'oogone reste dans l'ooplasme, les autres se rendent dans le périplasme. 6 Fusion des noyaux mâle et femelle (d'après Stevens).

grand nombre. Ainsi pour Krüger, la réduction chromatique se placerait donc immédiatement après la fécondation. Comme, on le voit, à part la question de la réduction, chromatique, la sexualité des Péronosporées ne laissent plus subsister aucune obscurité.

C. Saprologniées. — Un autre cas de gamétangie se rencontre dans les Saprologniées, toutefois la question n'est pas encore complètement éclaircie. Depuis fort longtemps, elle est le sujet de controverses. On sait que Pringsheim admettait, il y a déjà longtemps, l'existence d'une véritable fécondation dans les Saprologniées.

Au contraire, de Bary considérait ce groupe comme parthénogénétique; d'après cet auteur, les anthéridies font le plus souvent défaut et, lorsqu'elles existent, ont perdu leur fonction et ne représentent plus que les organes témoins d'une reproduction sexuelle aujourd'hui dégénérée.

Les cytologistes modernes se partagent encore entre les deux opinions. Fisch et plus récemment Hartog (1) et Davis admettent que la parthénogénèse est générale chez les Saprologniées et que

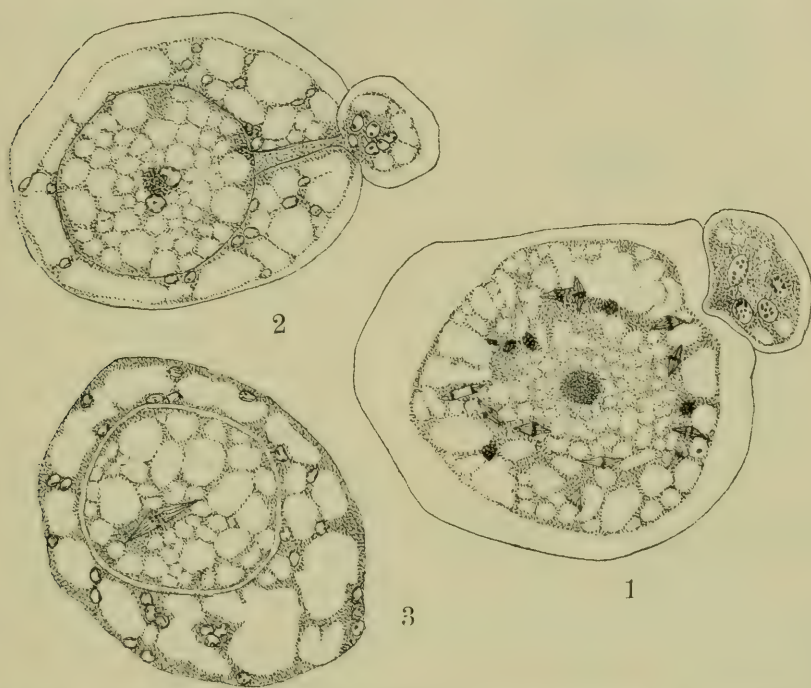


Fig. 36. Gamétangie dans *Albugo candida*. 1 Différenciation de l'ooplasme: les noyaux sont en mitose; le cœnocentre occupe le mitose de l'ooplasme. 2 Oogone ayant reçu un des noyaux de l'anthéridie; les 2 noyaux sexuels sont rapprochés dans l'ooplasme et vont se fusionner. 3 Première mitose de l'oospore (d'après Krüger).

les anthéridies ne se fusionnent pas avec les oogones. Au contraire, Trow, Miyake, Claussen et Kasanowsky observent dans un certain nombre d'espèces une véritable fécondation et pensent que la parthénogénèse est loin d'être la règle.

C'est Trow (1) qui a décrit le premier la fécondation dans l'*Achylia americana*. Dans cette espèce, l'anthéridie et les oosphères renferment plusieurs noyaux. Ceux-ci subissent presque tous une mitose. Puis l'anthéridie et les oosphères s'anastomosent: à ce moment, la plupart des

noyaux des oosphères entrent en dégénérescence après s'être divisés amitotiquement. Finalement, Trow n'observe plus dans chaque oosphère que deux noyaux et un ovocentre: l'un des noyaux, situé au centre, est le noyau femelle, l'autre occupe la périphérie de l'oosphère vers l'orifice du tube de communication qui relie l'oosphère à l'anthéridie, et Trow le considère comme le noyau mâle. Bientôt après, les oosphères s'entourent d'une membrane et leurs deux noyaux se fusionnent en un gros noyau central.

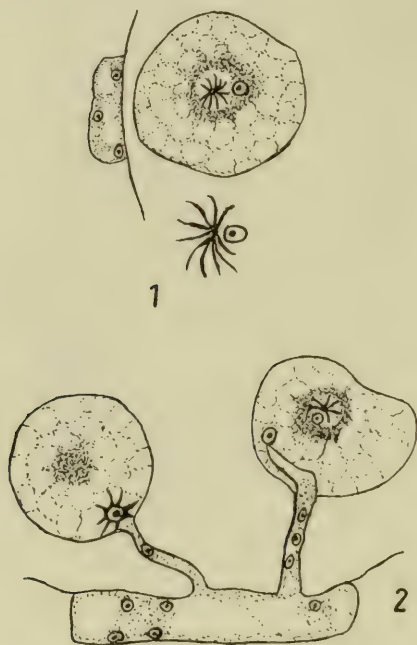


Fig. 37. 1 Gamétangie dans *Achlya de Baryana*. Oosphère et portion d'anthéridie. Dans l'oosphère, on voit le noyau et l'ovocentre. En bas, un ovocentre très grossi. 2 Coupe d'un oogone et d'une anthéridie d'*Achlya polyandra*, montrant la fécondation de deux oosphères. Dans l'oosphère de gauche, le noyau est caché sous l'ovocentre (d'après Trow).

Hartog (2), qui reprend la question, admet au contraire que les figures amitotiques, décrites par Hartog comme précédant la dégénérescence de la plupart des noyaux des oosphères, représenteraient des fusions nucléaires. Tous les noyaux se fusionneraient jusqu'à ce qu'il ne subsiste qu'un seul noyau par oosphère, ce qui confirmerait des résultats antérieurs de Fisch. Il y aurait donc parthénogamie.

Cependant Trow (2 et 3) apportent bientôt de nouveaux arguments en faveur de son interprétation, avec l'étude du *Pythium ultimum*. Il constate que l'oogone renferme environ douze noyaux et l'anthéridie trois ou plus. Ces noyaux subissent une mitose qui double leur nombre. L'oogone se différencie alors en une seule oosphère centrale et un périplasme périphérique: dans l'oogone, la plupart des noyaux émigrent dans le périplasme et y dégèrent. Dans

l'anthéridie, les noyaux restent au contraire disséminés dans tout le cytoplasme. Bientôt, l'anthéridie envoie un tube de communication qui pénètre dans l'oosphère après avoir traversé le périplasme. Un des noyaux de l'anthéridie émigre alors dans l'oosphère qui s'entoure d'une fine membrane et digère le périplasme qui sert à sa croissance. Ce n'est que lorsque cette membrane s'est épaissie que les noyaux mâle et femelle se fusionnent. L'oospore produit alors un gros globule de graisse qui refoule sur le côté le noyau de copulation.

L'oospore est alors mûre, le globule de graisse se résorbe et le noyau subit une série de divisions.

Miyake, de son côté constate des phénomènes analogues dans le *Pythium de Baryanum*. L'oogone renferme une douzaine de noyaux et l'anthéridie en offre trois ou quatre ou d'avantage (fig. 38). Ceux-ci subissent d'abord une mitose qui en double le nombre. Dans l'anthéridie, tous les noyaux dégénèrent à l'exception d'un seul; dans l'oogone, la plupart des noyaux passent dans le périplasma et y dégénèrent. Finalement, il ne subsiste plus dans l'oosphère qu'un seul noyau situé au centre. A ce moment, l'anthéridie envoie son tube de copulation qui perfore la paroi de l'oogone et s'introduit dans l'oosphère. Le noyau de l'anthéridie émigre dans l'oosphère et s'y fusionne avec le noyau femelle.

A la suite d'une controverse de la part de Davis (2 et 3) qui se range à l'opinion de Hartog, Trow (3) reprend une troisième fois ses recherches sur la question. Dans l'*Achlya de Baryanum* et l'*A. polyandra* (fig. 37), il constate que l'anthéridie et l'oogone sont multinucléés; tous les noyaux subissent une première mitose où le nombre des chromosomes est de 8, puis quelques-uns des noyaux-fils qui en résultent se divisent de nouveau:

dans ces dernières mitoses, les chromosomes ne sont plus qu'au nombre de 4. Il y aurait donc une réduction chromatique qui correspondrait à ces deux mitoses successives. Quelques-uns des noyaux ainsi formés dégénèrent. Peu de temps après survient la séparation des oosphères, chaque oosphère renferme un seul noyau. Dans chaque oosphère, Trow observe un ovocentre.

L'anthéridie ne contient que 4 à 6 noyaux. Ceux-ci se divisent par mitose et les noyaux-fils qui résultent de cette division dégénèrent à l'exception d'un seul qui s'introduit dans l'oosphère et se fusionne avec le noyau femelle. Les oospores ainsi formées n'offrent plus qu'un seul noyau et les oosphères entrent à l'état de vie ralentie.

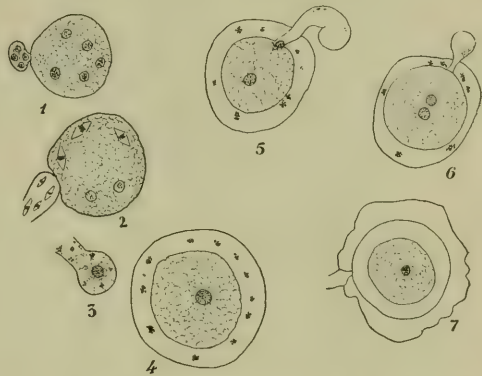


Fig. 38. Gamétangie dans *Pythium de Baryanum*. 1 Oogone et anthéridie. 2 Mitoses dans l'oogone et dans l'anthéridie. 3 Les noyaux de l'anthéridie dégénèrent à l'exception d'un seul. 4 Stade où les noyaux de l'oogone passent dans la zone périphérique et dégénèrent, sauf un seul d'entre eux, qui reste au centre et devient le noyau femelle. 5 et 6 Fusion de l'anthéridie et de l'oogone. 7 Oospore mûre (d'après Miyake).

On doit à Claussen (3) une étude plus récente sur *Saprolegnia monoica* qui confirme absolument l'opinion de Trow et de Miyake. Dans cette espèce (fig. 39), l'anthéridie et l'oogone renferment de nombreux noyaux et un cytoplasme très dense. Plus tard, il se produit une dégénérescence des noyaux et du cytoplasme de l'oogone. Cette dégénérescence s'effectue du milieu à la périphérie et se poursuit jusqu'à ce qu'il ne subsiste plus qu'un mince revêtement de cytoplasme avec un petit nombre de noyaux. Ceux-ci subissent chacun une mitose, puis le cytoplasme se condense autour de chaque noyau et forme

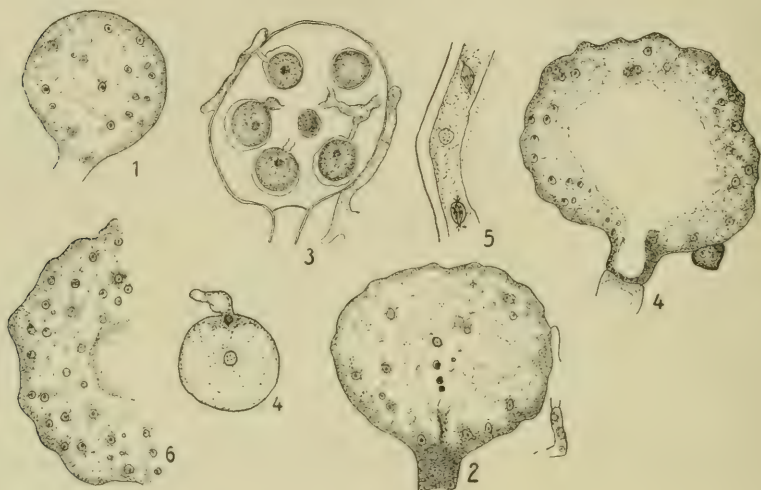


Fig. 39. Gamétangie dans *Saprolegnia monoica*. 1 Oogone. 2 Dégénérescence des noyaux et du cytoplasme dans l'oogone. 3 Accolement des anthéridies et des oosphères. 4 Oogone réduit à une couche pariétale de cytoplasme. 5 Division nucléaire dans le cytoplasme pariétal. 6 Noyaux résultant de cette division.
7 Fusion d'une anthéridie et d'une oosphère (d'après Claussen).

plusieurs oosphères uninucléées. L'anthéridie, après avoir poussé un prolongement dans l'oogone, se ramifie et envoie un rameau à chaque oosphère. Chaque rameau envoie dans l'oosphère correspondante une partie de son contenu et un seul noyau qui se fusionne avec le noyau femelle.

Selon Claussen, il ne se produit pas de réduction des chromosomes dans l'oogone contrairement à ce qu'a soutenu Trow. Les noyaux ne subissent dans cet organe qu'une seule division et non deux comme l'admet Trow. En outre ces mitoses n'offrent pas de stades synapsis. La réduction s'opérerait à la germination des oospores.

De son côté Kasanowsky confirme l'existence d'une sexualité dans l'*Aphanomyces laevis* (fig. 40). Il décrit dans l'oogone un grand nombre de noyaux qui émigrent bientôt vers la périphérie, tandis qu'au centre apparaît une grosse vacuole. Une grande partie des noyaux dégénèrent, les autres subissent une mitose, puis dégénèrent à leur tour à l'exception d'un seul qui devient le noyau de l'ooplasme. La vacuole centrale est rejetée vers la périphérie par un amas de cytoplasme qui s'accroît vers le centre et dans lequel se différencie un cœnocentre. L'antheridie possède 4 à 6 noyaux: ceux-ci subissent une mitose, puis dégénèrent tous à l'exception d'un seul qui s'introduit dans l'ooplasme. Là les deux noyaux mâles et femelles se fusionnent. L'oospore mûre renferme un seul noyau et un gros globule de graisse.

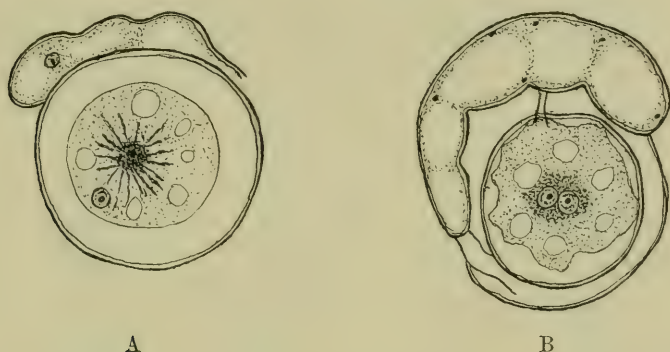


Fig. 40. Gamétangie dans *Aphanomyces laevis*. A. Oosphère avec son noyau et son ovocentre. L'antheridie accolé à l'oosphère renferme un seul noyau. B. Le noyau de l'antheridie s'est introduit dans l'oosphère: les deux noyaux sexuels sont accolés et vont se fusionner. Dans l'antheridie, on distingue encore quelques grains qui sont des noyaux en voie de dégénérescence (d'après Kasanowsky).

Il est donc aujourd'hui démontré que si un grand nombre de Saprologniées ont perdu leur sexualité, il en est quelques-unes qui ont conservé ce phénomène.

D. Entomophthorées. — En dehors du *Basidiobolus* dont nous avons déjà décrit la fécondation, on ne connaît que très peu la cytologie de la fécondation dans les autres Entomophthorées qui n'ont été l'objet que d'une étude récente de Riddle qui a montré que dans le genre *Empusa* les gamètes sont multinucléés et que le phénomène se rattache par conséquent à la gamétangie.

E. Ancylistées. — On retrouve la gamétangie dans les Ancylistées, d'après Dangeard (9).

L'*Ancylistes Closterii*, parasite des Clostéries, forme à l'intérieur de ces Algues plusieurs filaments parallèles qui ne présentent d'abord aucune cloison et qui peuvent provenir soit de la ramification d'un

seul individu, soit de plusieurs parasites: Les filaments offrent plusieurs noyaux (fig. 41). L'*A. Closterii* est généralement dioïque, mais il peut être parfois monoïque. C'est ainsi qu'on peut rencontrer des filaments cloisonnés en articles qui remplissent les uns par rapport aux autres le rôle d'anthéridie et d'oogone. La reproduction sexuelle se produit toujours à la fin de la végétation. Elle débute par un cloisonnement en articles du thalle. Chacun des articles ainsi formés devient un gamétange. Les gamétanges sont le siège d'une division nucléaire. Le gamétange mâle est plus grêle et renferme moins de noyaux que le gamétange femelle: il offre ordinairement 4 noyaux, tandis que le gamétange femelle en contient 8 à 12. La communi-



Fig. 41. Gamétangie dans *Ancylistes Closterii*. 1 Un Ancyliste dans une Clostérie. 2 et 3 Fécondation. 4 Oospores mûres (après Dangeard).

cation entre les anthéridies et les oogones s'effectuent au moyen d'une branche copulatrice développée par l'organe mâle et au moyen de laquelle le cytoplasme et les noyaux de l'anthéridie pénètrent dans l'oogone.

A partir du moment où le contenu de l'anthéridie est déversé dans l'oogone, celui-ci se renfle dans la partie médiane et de bonne heure la partie de la membrane qui y correspond présente des traces de cutinisation. Le cytoplasme avec ses noyaux se retire des extrémités en se contractant et il forme à droite et à gauche une cloison qui l'isole de sa partie abandonnée. L'oospore à ce moment a l'aspect d'un tonnelet. Une nouvelle contraction se produit ordinairement et le cytoplasme s'entoure alors d'une double membrane dont l'extérieur est cutinisée. Cette oospore prend un contour elliptique ou sphérique.

Dangeard n'a jamais pu observer, la fusion nucléaire. Celle-ci doit se faire à la germination de l'œuf. Dangeard pense cependant qu'elle peut ne pas se produire et que les noyaux mâles et femelles resteraient distincts à l'état de noyaux conjugués. Il s'agit donc d'une gamétangie typique analogue à celle des Mucorinées et de l'*Alb. Bliti*.

Le *Myzocyttium vermicolum* se développe dans l'intérieur des Anguillules sous forme de cordons de longueur variable (fig. 42).

La reproduction sexuelle intervient à la fin de la végétation et s'effectue au moyen d'oogones et d'anthéridies. Les oogones se développent ordinairement sur un même filament, mais ils peuvent aussi appartenir à des individus différents. Dans les premiers stades du développement, le filament situé dans le corps de l'Anguillule se cloisonne en articles qui prennent un aspect différent. Tandis que ceux qui sont destinés à fournir les anthéridies restent cylindriques, les autres se renflent et deviennent des oogones. Les oogones renferment ordinairement 8 noyaux, les anthéridies n'en offrent que deux. Au moment de la fécondation, l'anthéridie perfore la cloison qui la sépare de l'oogone et son contenu passe dans la gamétange femelle.

Au point de vue cytologique, le cytoplasme de l'oogone se contracte au milieu de la cellule: ses noyaux dégénèrent à l'exception d'un seul. L'anthéridie ne renferme plus qu'un seul noyau, le second ayant dégénéré. Après la réunion des cytoplasmes, l'oospore s'arrondit dans l'oogone et s'entoure bientôt d'une membrane. Les deux noyaux

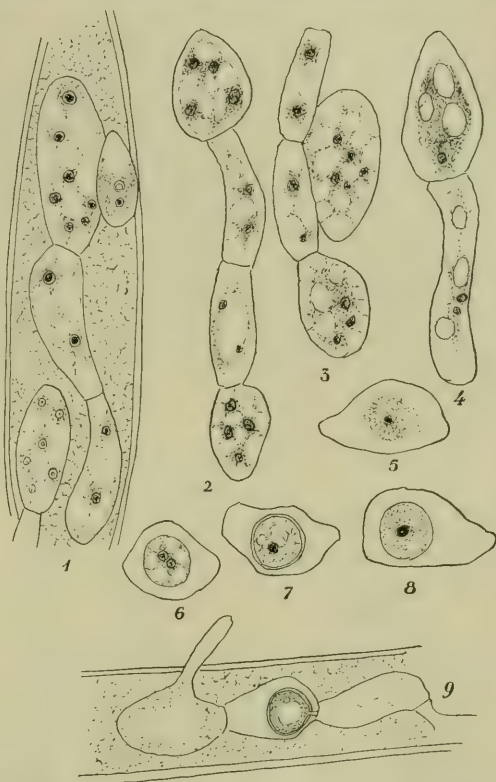


Fig. 42. Gamétangie dans *Myzocyttium vermicolum*. 1 Un *Myzocyttium* dans un Anguillule. 2 Cordon formé par deux anthéridies au milieu et par deux oogones aux extrémités. 3 et 4 Oogones et anthéridies. 5 à 8 Oospores pendant et après la fusion nucléaire. 9 Un individu dans une Anguillule avec une oospore (d'après Dangeard).

restent quelques temps distincts et plus ou moins rapprochés, puis finissent par se fusionner. La fusion nucléaire opérée, la membrane ne tarde pas à se couvrir d'épaississements réticulés.

La reproduction sexuelle de *Myz. vermiculum* est donc absolument comparable à celle de l'*Alb. candida* et de *Phythium*.

E. Hémiascées. — Un dernier exemple de gamétangie, du même type que celle des Péronosporées, se rencontre dans les Hémiascées. Le *Dipodascus albidus* a été étudié au point de vue cytologique par Juel (3) et plus récemment par Dangeard (9). Voici d'après ces auteurs comment elle s'effectue. La reproduction sexuelle s'effectue dans le *Dipodascus* au moyen de deux rameaux formés généralement par deux cellules contigües d'un même filament (fig. 43). Ceux-ci renferment un grand nombre de noyaux, ils se délimitent par une cloison basilaire et forment chacun un gamétange. Les deux gamétanges sont de dimensions inégales: l'un est un peu plus petit et représente l'anthéridie, l'autre légèrement plus gros constitue l'oogone.

Bientôt, un des noyaux de l'oogone grossit et se développe plus que les autres. Il en est de même dans l'anthéridie. Il se différencie ainsi dans les deux gamétanges un noyau reproducteur ou fonctionnel.

L'anthéridie et l'oogone s'anastomosent par leur extrémité et forment à leur point de contact un renflement qui représente l'oosphère. Tous les noyaux mâles et femelles s'introduisent dans l'oosphère, mais la fusion nucléaire ne s'opère qu'entre les deux noyaux fonctionnels, les autres ne jouent aucun rôle. La fusion nucléaire opérée,

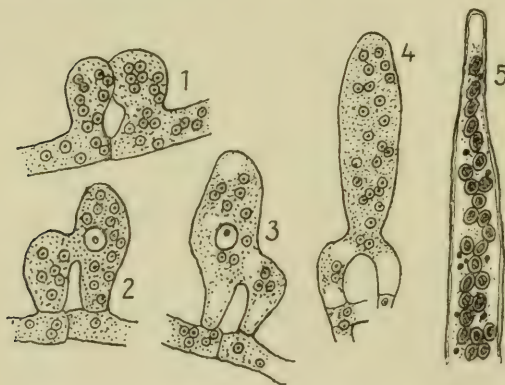


Fig. 43. Gamétangie dans *Dipodascus albidus*.
1 à 3 Divers stades de la copulation. 4 Formation de l'asque. 5 Asque mûr (d'après Juel).

l'œuf s'allonge et se transforme en asque. Le noyau de copulation subit une série de divisions successives qui fournissent un très grand nombre de noyaux autant de chacun desquels le cytoplasme se condense pour former autour d'ascospores. Pendant ce temps, tous les noyaux qui n'ont pas servi à la fécondation dégénèrent et servent d'aliments aux ascospores.

Récemment, Buchholtz¹⁾ a observé dans une autre Hémiascée, l'*Endogone lactiflua*, une reproduction sexuelle assez analogue. Les deux gamétanges sont des renflements formés à l'extrémité de certains hyphes. L'un, un peu plus gros, représente le gamétange mâle. Les deux gamétanges renferment de nombreux noyaux situés dans leur région périphérique. L'un de ces noyaux augmente de volume et devient le noyau reproducteur. Les noyaux émigrent tous à la base de chaque gamétange à l'exception du noyau reproducteur. Une cloison transversale sépare à l'extrémité du gamétange mâle, une anthéridie, et à l'extrémité du gamétange femelle, une oosphère. Les deux gamètes ainsi délimités s'anastomosent par un canal de copulation, puis tout le contenu du gamète mâle passe dans l'oosphère. Les deux noyaux sexuels émigrent alors dans une évagination de l'oosphère dans laquelle ils se fusionnent. C'est aux dépens de cette évagination que se développe l'asque. L'*Endogone Ludwigii* présenterait, d'après Buchholtz, les mêmes phénomènes.

D. Parthénogamie.

A. Urédinées. — On doit les premières indications sur la sexualité des Urédinées aux travaux de Dangeard et Sappin-Trouffy, de Poirault et Raciborski et surtout à ceux de Sappin-Trouffy.

Dangeard et Sappin-Trouffy ont montré que les écidiospores offrent toujours deux noyaux accolés et se divisant simultanément. Ces noyaux ont chacun 2 chromosomes. A partir de ce stade, on observe toujours deux noyaux dans toutes les cellules, c'est-à-dire dans le mycélium qui résulte de la germination des écidiospores, dans les urédospores, dans le mycélium qui en dérive et dans les jeunes téléospores. Ce n'est qu'à partir de ces dernières que s'arrête cette longue série de générations de cellules binucléées. Pendant l'épaississement de la membrane de la téléospore, on constate, en effet que les deux noyaux se fusionnent en un seul très gros noyau qui renferme 4 chromosomes. A la germination de la téléospore, ce noyau subit deux mitoses successives nécessaires à la formation des 4 cellules du promycélium et c'est au cours de ces divisions que s'effectue la réduction chromatique. Dès la prophase de la première mitose, on ne compte plus que 2 chromosomes. Dangeard et Sappin-Trouffy considèrent cette fusion nucléaire comme une véritable fécondation. La longue lignée de cellules binucléées, qui commence à l'écidiospore pour aboutir à cette fusion, aurait pour rôle, d'après ces

¹⁾ L'auteur considère cette espèce comme appartenant aux Phycomycètes.

auteurs, de préparer la fécondation, en séparant les noyaux sexuels par de nombreuses générations et en réalisant ainsi l'amphimixie. La téléutospore aurait donc la valeur d'un œuf.

Poirault et Raciborski observent les mêmes phénomènes, mais refusent de voir une véritable fécondation dans cette fusion qui survient dans la téléutospore.

Ces faits sont vérifiés par un grand nombre d'auteurs. De Istwanfi, ne se prononce pas sur la signification du phénomène. Wager (2) considère la fusion nucléaire de la téléutospore comme un simple phénomène végétatif, mais qui cependant serait physiologiquement équivalent à une fécondation. Percy Groom voit dans ce phénomène le type d'un nouveau mode de fécondation qu'il nomme deuterogamie. Enfin ces faits sont vérifiés plus récemment par Juel (1 et 2).

Les travaux de Maire (2) sur l'évolution nucléaire des Urédinées ont fourni une autre interprétation très ingénieuse de cette fusion nucléaire, suggérée par Vuillemin. On sait que d'une manière générale, dans la fécondation, les noyaux mâles et femelles, une fois réunis dans l'œuf ne se fusionnent pas toujours immédiatement. Dans beaucoup de cas, ils s'appliquent seulement l'un sur l'autre et ne se confondent en un seul noyau que pendant la première mitose de l'œuf. Bien plus, chez certains animaux, les Copépodes, par exemple, non seulement les noyaux sexuels conservent leur individualité, mais ils se divisent pendant la première mitose de la segmentation, simultanément, sans se fusionner, et ce n'est qu'après un certain nombre de mitoses qu'ils finissent par se confondre en un seul noyau.

Partant de ces données, Maire admet dans l'évolution des Urédinées l'existence, comme dans les autres végétaux, de deux phases, d'une haplophase constituant le gamétophyte, et une diplophase représentant le sporophyte. Seulement dans les Urédinées, et en cela, ces Champignons diffèrent des autres végétaux, la diplophase est constituée, non pas par des cellules à un seul noyau, mais par des cellules à deux noyaux restés individualisés, renfermant chacun $2n$ chromosomes et qui se divisent toujours simultanément, par mitoses conjuguées, comme les noyaux de l'œuf des Copépodes au début de sa segmentation. Maire admet que dans le développement d'un Métaphyte ou d'un animal, le noyau à $2n$ chromosomes représente un double noyau où la chromatine paternelle et maternelle restent individualisées, c'est-à-dire deux noyaux distincts confondus dans une même membrane. Aussi ne voit-il pas de différence essentielle entre le sporophyte constitué par des cellules à un seul noyau à $2n$ chromosomes et le cas réalisé par les Urédinées où le sporophyte est représenté par des cellules avec association synergique de deux noyaux restés individualisés et formant ce que Maire appelait un

synkaryon¹⁾ et qu'il désigne maintenant sous le nom de dikaryon. Quant à la fusion nucléaire qui se produit dans les jeunes téléotspores et termine le tronçon à deux noyaux ou diplophase, elle ne représente pas, d'après la théorie de Maire, une fécondation, mais le début de la réduction chromatique: elle correspond à la réduction numérique des chromosomes et consiste en la fusion de ces éléments deux à deux, amenant leur réduction de moitié. Elle est donc le point de départ du gamétophyte ou haplophase. Maire a d'ailleurs montré que dans la première division du noyau du promycélium, il existe un stade synapsis et que la première mitose semble être hétérotypique.

Ainsi dans une Urédinée, il y aurait deux tronçons, le sporophyte ou dikaryophyte, qui commence à la base de l'écidiospore et se termine à la téléotspore, et le gamétophyte, qui va de la téléotspore à l'écidie. Mais ici, contrairement à la règle générale, il n'y a pas de fécondation, et si l'on veut trouver quelque chose de comparable à une fécondation, il faut le rechercher, non pas dans la fusion nucléaire de la téléotspore, mais dans la formation de l'écidiospore. La formation d'une cellule à deux noyaux qui devient le point de départ des écidiospores constituerait l'équivalent d'un processus sexuel.

Les récentes découvertes de Blackman et Christman, et de Fraser, bientôt confirmées par un grand nombre d'auteurs, sur l'origine du dikaryon des Urédinées ont apporté une remarquable confirmation à l'opinion de Maire.

Blackman (1) a pu suivre dans le détail la formation du dikaryon dans le *Phragmidium violaceum* et le *Gymnosporangium clavariaeforme*. L'écidie qui se développe sous l'épiderme d'une feuille est formée, à l'origine, d'une rangée de cellules à un seul noyau: celles-ci se divisent chacune par une cloison transverse en une cellule mononucléée supérieure qui restera stérile et une cellule inférieure également mononucléée que l'auteur considère comme une oosphère et qui sera fertile (fig. 44). Cette dernière s'accroît et après un stade de repos est fécondée par la migration à son intérieur d'un noyau venu d'une cellule indifférenciée de sa base. Les deux noyaux s'accolent et constituent le dikaryon qui subsistera jusqu'à la téléotspore. L'oosphère ainsi fécondée, s'allonge et produit une chaîne d'écidiospores à 2 noyaux. Avec la théorie de Maire, l'accolement de ces deux noyaux constituerait donc une véritable fécondation. Toutefois, Blackman pense

¹⁾ Cette expression a été justement critiquée par Pavillard (2). Elle est employée en effet dans un sens différent par les zoologistes qui comprennent sous le nom de synkaryon tout noyau diploïde à $2n$ chromosomes. Pour remédier à cet inconvénient, Maire (7) a proposé récemment de remplacer ce terme par celui de dikaryon.

qu'il s'agit plutôt d'un processus de remplacement d'une fécondation disparue, c'est-à-dire, selon Hartmann, d'une parthénogamie.¹⁾

Blackman, reprenant une ancienne théorie de Tulasne et de Stahl sur la valeur sexuelle des apothécies, considère en effet les spermogonies comme ayant la valeur d'organes mâles et les spermaties comme des gamètes mâles ou microgamètes. L'étude cytologique qu'il a faite des spermaties lui a montré que ces éléments offrent la structure,

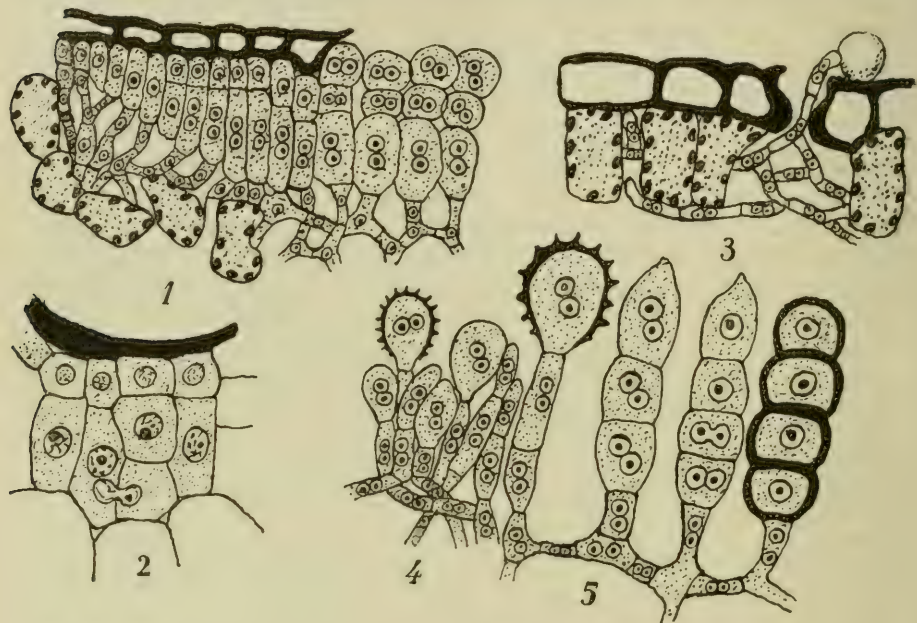


Fig. 44. Diverses phases du développement de *Phragmidium violaceum*. 1 Fragment de la coupe longitudinale d'une écidie. A gauche, le mycélium donne des rameaux producteurs d'écidiospores dont les cellules se divisent en une cellule supérieure stérile et une cellule inférieure fertile, cette dernière renfermant deux noyaux. A droite, les cellules fertiles germent en chapelets d'écidiospores. 2 Fragment d'une écidie vue à un plus fort grossissement et montrant des rameaux formés chacun d'une cellule fertile et d'une cellule stérile. Un noyau d'une cellule voisine s'introduit dans l'une d'elles pour constituer le sporophyte. 3 Germination d'une écidiospore. 4 Urédospores à différents stades de leur développement. 5 Téléospores à différents stades de leur développement (d'après Blackman).

non point de conidies, mais de véritables gamètes mâles, à cause de la grosseur relative du noyau, de la rareté du cytoplasme, de l'absence de toute réserve et de la présence d'une membrane cellulaire très mince.

¹⁾ Pavillard (2) a protesté récemment contre cette interprétation qui consiste à considérer formation des cellules binucléées comme un œuf; pour lui, l'effet dynamique de la fécondation est réalisé par ce phénomène, mais la fusion nucléaire intervient ensuite pour achever l'œuvre intime de la fécondation et le véritable œuf est la téléospore.

D'un autre côté, la structure des cellules fertiles qui se montrent au début de l'écidie est celle des cellules femelles, de sorte que pour cet auteur, la jeune écidie est une sorte d'organe reproducteur femelle produisant des macrogamètes. Blackman voit même dans la cellule stérile qui surmonte la cellule fertile, le reste d'un trichogyne analogue à celui de Floridées, de Lichens et de Laboulbéniciacées. Les Urédinées auraient donc eu ancestralement une reproduction sexuelle du même type que Floridées. Mais ce mode de fécondation aurait disparu; les spermaties ou microgamètes auraient cessés d'être fonctionnels et les macrogamètes se développeraient sans leur concours. La fusion de deux gamètes remplacerait ainsi la fécondation. Ce serait donc une parthénogamie qui suppléerait à une mérogamie ancestrale disparue au cours de l'évolution.

Dangeard (9) met en doute les observations de Blackman mais Christman (2) les confirme par l'étude du *Cocoma nitens*, *Uromyces Caladii* et de *Phragmidium speciosum* (fig. 45). Dans ces espèces, il constate que les filaments du thalle, qui rampent sous l'épiderme de la feuille et constituent l'écidie, produisent côte à côte un grand nombre de courts rameaux dressés, tous semblables et rapprochés par paires: le rameau se divise par une cloison transverse en deux cellules superposées dont la supérieure, plus petite, s'atrophie bientôt, tandis que l'inférieure, plus grande, s'anastomose largement avec la voisine. Par l'ouverture, les deux cytoplasmes se fusionnent, mais les deux noyaux demeurent séparés. Ainsi formé par la fusion de deux cellules identiques et reposant également de chaque côté sur les traces de deux rameaux générateurs, l'œuf possède donc côte à côte deux noyaux distincts. Il germe aussitôt en s'allongeant vers le haut, divisant simultanément ses deux noyaux et formant des écidiospores. Christman n'hésite pas à accepter la théorie de Blackman, seulement il n'admet pas le processus décrit par cet auteur.

Ces études sont poursuivies par Blackman et Fraser et Christman.

Blackman et Fraser (2) montrent que la formation du dikaryon chez les Urédinées peut s'effectuer, selon les cas, suivant trois processus différents. Tantôt, il y a migration du noyau d'une cellule végétative dans une cellule fertile qui peut être considérée comme une cellule femelle. C'est ce que les auteurs ont observé dans *Uromyces Poae*, aussi bien que dans *Phrag. violaceum* qui avaient été l'objet de leurs études antérieures. Tantôt, il n'y a pas de cellule femelle, la cellule fertile est une simple cellule végétative non différenciée dans laquelle émigre le noyau d'une cellule végétative voisine (*Puccinia Poarum*). Il y aurait donc en ce cas pseudogamie. Tantôt enfin, les cellules fertiles se fusionnent par paires, comme Christman l'a constaté dans *Phrag. speciosum*, *Cocoma nitens* et *Uromyces Caladii*. Blackman et Fraser

retrouvent ce phénomène dans *Melampsora Rostrupi*. Ces trois processus seraient donc trois types différents de fécondation réduite qui auraient remplacés la fécondation normale en l'absence de spermaties fonctionnelles.

De son côté, Christman (3) retrouve une copulation entre deux cellules fertiles, analogue à celle de *Phr. speciosum*, dans *Phrag. Potentillae canadensis* et *Puccinia Peckiana*. Mais il n'admet pas que la formation du dikaryon puisse s'effectuer en aucun cas selon le processus décrit par Blackman et Fraser dans *Phr. violaceum*, *Uromyces Poae* et *Pucc. Poarum*. Blackman a observé en effet dans le

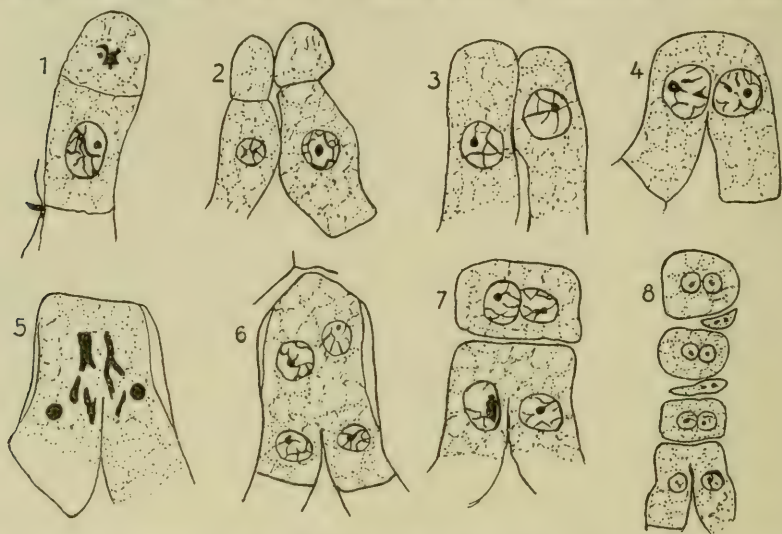


Fig. 45. Parthénogamie dans *Phragmidium speciosum*. 1 Un rameau producteur des écidiospores, divisé en une cellule supérieure, en voie d'atrophie, et une cellule inférieure fertile. 2 Deux rameaux accolés. 3 Deux cellules fertiles en voie de fusion. 4 Oeuf binucléé. 5 et 6 Oeuf en voie de cloisonnement. 7 Le cloisonnement est achevé et l'oeuf a formé sa partie supérieure une cellule-mère d'écidiospore. 8 Chapelet d'écidiospores formé par la germination d'un œuf. Les écidiospores sont séparées par des cellules intermédiaires (d'après Christman).

mycélium diploïde de *Puccinia Podophylli* des migrations nucléaires analogues à celles figurées par Blackman et Fraser et il les considère comme des phénomènes anormaux et pathologiques.

Pour essayer de mettre fin à ces divergences de vue, Olive (4) (1908) reprend la question et observe la formation du dikaryon dans une série d'Urédinées (*Tiphragmium Ulmariae*, *Puccinia Peckiana*, *Phragm. Potentillae canadensis*, *Puccinia elegans*).¹⁾ Il retrouve généralement la

¹⁾ Il est à remarquer que dans *Pucc. elegans* et *Pucc. Malvacearum* dont le cycle est raccourci et qui ne possède pas d'écidies, la copulation se produit dans les cellules des filaments destinées à donner naissance aux téléutospores. De même dans *Phrag. Potentillae canadensis*, la copulation s'opère à la base des urédospores primaires et non à la base des écidiospores absentes dans cette espèce.

fécondation décrite par Christman. Toutefois, il remarque dans certains cas que les deux gamètes ne sont pas de même dimension et que la copulation semble s'opérer entre deux cellules d'âges différents: l'une a détachée sa cellule stérile, tandis que l'autre ne l'a pas encore formée. En outre, il constate que dans certains cas, les deux gamètes ne communiquent que par une perforation étroite. Cette dissemblance entre les deux gamètes et l'étroitesse de leur canal de communication expliqueraient les prétendues migrations nucléaires observées par Blackman et Fraser. Olive n'admet pas l'assimilation de la cellule stérile qui surmonte chaque gamète à un trichogyne. Il considère cette cellule stérile comme morphologiquement identique aux cellules gamètes sous-jacentes: ce serait tout simplement un gamète abortif et sans fonction.

Kurssanow confirme également l'existence d'une fusion entre gamètes différenciés dans *Puccinia Peckiana*. Il observe dans cette espèce quelques cas de migrations nucléaires qu'il considère avec Christman comme des phénomènes pathologiques. Enfin il constate parfois des copulations entre une cellule pourvue de trichogyne et une cellule dépourvue de cet organe. Pour lui, la cellule dépourvue de trichogyne en a possédé un qui s'est détaché de bonne heure. L'auteur n'est pas enclin à admettre la théorie formulée par Christman et par Blackman et Fraser qui consiste à assimiler la cellule stérile à un trichogyne, mais il considère les spermaties comme des éléments mâles sans fonction.

Dittschlag avec l'étude de *Puccinia Falcariae* confirme également l'opinion de Christman, Olive et Kursanow. Maire (6) observe des phénomènes analogues dans *Puccinia Bunii*.

Hoffmann a observé récemment le développement d'une variété d'*Endophyllum Sempervivi*. Là encore, la formation des écidies s'effectue par le mode décrit par Christman, par fusion de deux gamètes. Ici, l'espèce ne produisant pas de téléutospores, le dikaryon se termine dans les écidiospores par fusion des deux noyaux. La réduction s'opère dans le promycélium issu de la germination des écidiospores.

Dans une étude récente, Sharp a constaté, que *Puccinia Podophylli*, diffère par son évolution nucléaire des autres Urédinées. Le mycélium haploïde dérivé de la téléutospore est constitué par des cellules plurinucléées. Les cellules de la base de l'écidie offrent aussi plusieurs noyaux. Cependant les écidiospores n'ont que 2 noyaux, de même que le mycélium diploïde qui en résulte. L'auteur n'a pu observer par quel processus s'opère la diplophase.

On doit à Fromme une étude plus récente de la formation des écidiospores de *Melampsora Lini*. L'auteur décrit une fusion de deux gamètes semblables analogues à celle qu'a constatée Christmann dans *Phragmidium speciosum*. Seulement chaque gamète est surmontée

non pas d'une seule cellule stérile comme dans les espèces étudiées jusqu'ici, mais de deux courtes cellules stériles. Fromme les considère comme des cellules protectrices: il ne les homologue pas à un trichogyne. Enfin l'auteur constate l'existence fréquente de fusions entre 3 ou 4 gamètes qui aboutissent à la formation de cellules-mères d'écidiopores multinucléées. Ce sont d'après lui des anomalies du développement.

Plus récemment encore, Werth et Ludwig ont montré que, dans *Puccinia Malvacearum*, le dikaryon, qui apparaît à la base de la téléutospore, résulte de la fusion de deux cellules d'inégales dimensions qui se fusionnent par leur extrémité supérieure: le noyau de la plus petite passe dans la plus grande qui se transforme ainsi en un œuf binucléé. Celui-ci s'allonge, ses noyaux se divisent par mitose conjuguées, puis il forme une petite chaîne de cellules binucléées qui se termine par la téléutospore.

Ainsi, tous ces résultats convergent pour démontrer que la formation du dikaryon représente bien une sexualité.

On voit donc le progrès considérable qui s'est accompli dans ces dernières années dans l'étude de la sexualité des Urédinées qui peut être considérée désormais comme à peu près résolue.

B. *Saccharomycétacées*. — Nous avons (7, 13 et 19) eu l'occasion d'observer dans les levures des processus sexuels qui semblent devoir être rapprochés de la parthénogamie. On a vu, au début de cet article, que certaines espèces appartenant aux genres *Schizosaccharomyces*, *Zygosaccharomyces*, *Debaryomyces* et *Guilliermondia* offrent une copulation qui se produit au moment de la formation de l'asque. La zygospore qui en résulte germe immédiatement en asque. C'est là le mode normal de sexualité des levures qui correspond d'ailleurs au mode de copulation des Endomycétacées et des Ascomycètes supérieurs auxquels on ait rattacher les levures. Mais dans la majorité des espèces, la sexualité a disparue et l'asque se développe par parthénogénèse aux dépens d'une cellule qui n'a pas subi de copulation. Cependant, dans certaines espèces, un processus sexuel nouveau est venu se substituer à la fécondation normale. C'est ainsi que dans le *Saccharomycodes Ludwigii* et dans quelques autres levures (levure de Johannisberg II et *Willia Saturnus*), nous avons constaté une copulation qui se produit entre les ascospores nées d'un asque parthénogénique (fig. 46).

¹⁾ La sexualité des Urédinées peut-être rapprochée de celle qui a été récemment signalée par Hartmann et Noegler dans l'*Amoeba diploidia*. Cette amibe est caractérisée par la présence constante de deux noyaux qui se divisent simultanément. A un moment donné, deux amibes s'enferment dans un kyste commun et dans chacune les deux noyaux se fusionnent en un seul. Après la copulation nucléaire, les deux amibes se fusionnent et les deux noyaux effectuent chacune deux divisions successives de maturation; ils se rapprochent ensuite, mais restent distincts, de telle sorte que l'œuf ainsi formé devient le point de départ de nouveaux individus binucléés.

Dans le *S. Ludwigii*, l'asque renferme toujours 4 ascospores: au moment de germer, ces ascospores copulent deux à deux au moyen d'un canal de copulation. Le noyau et le cytoplasme des deux ascospores s'introduisent dans le canal et c'est là que s'opèrent la fusion nucléaire et le mélange de cytoplasme. La fusion reste incomplète et la zygospore est formée de deux ascospores unies par un canal de copulation. C'est aux dépens de ce canal que s'effectue la germination de la zygospore: celui-ci donne naissance par une série de bourgeonnements à de nombreuses cellules végétatives.

Dans la règle, la copulation s'effectue toujours entre les 4 ascospores d'un même asque et à l'intérieur de cet asque, avant que sa

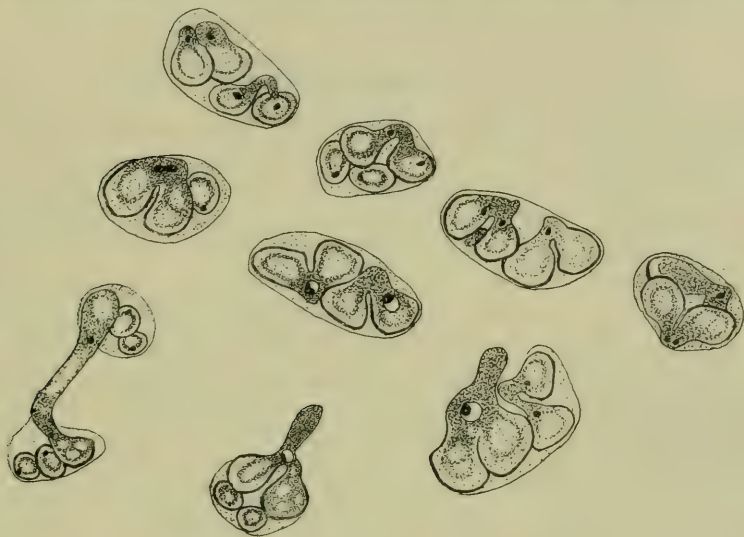


Fig. 46. Divers stades de la parthénogamie dans *Saccharomycodes Ludwigii* (d'après Guilliermond).

paroi ne soit résorbée. Ce sont les bourgeons qui résultent de la germination de la zygospore qui, en se développant, perforent la paroi de l'asque. Cependant par suite de circonstances accidentelles, la copulation peut s'effectuer aussi entre les ascospores de deux asques différents.

Les phénomènes sont analogues dans la levure de *Johannisberg II* et dans *Willia Saturnus*. Toutefois, la levure de *Johannisberg* présente des particularités curieuses. Dans certains cas, la zygospore commence à bourgeonner avant que la fusion nucléaire n'ait eu lieu, et ce n'est que lorsque le bourgeon a acquis une certaine dimension que les deux noyaux se confondent; puis aussitôt fusionnés, le noyau qui en résulte, s'allonge dans le sens du bourgeon et se divise par

amitose. Enfin exceptionnellement, la fusion ne se produit pas, les deux noyaux restent accolés, se divisent simultanément de telle sorte que le bourgeon renferme deux noyaux : ceux-ci se fusionnent ensuite dans le bourgeon.

Cette copulation d'ascospores paraît assimilable à la parthénogamie. En effet, la cellule qui donne naissance à l'asque doit être considérée comme un gamète se développant par parthénogénèse. Comme la formation des ascospores nécessite deux divisions nucléaires successives, les noyaux qui en résultent se trouvent épuisés. Aussi s'explique-t-on que les ascospores éprouvent le besoin de compenser la perte de chromatine qu'a subi leur noyau au cours des deux divisions successives. Il est probable d'ailleurs, d'après ce que l'on sait des Ascomycètes supérieurs, que l'asque des levures est le siège d'une réduction numérique des chromosomes. La copulation des ascospores interviendrait donc pour remplacer la fécondation qui doit se produire au moment de la formation de l'asque et pour compenser la réduction chromatique.

Cependant, Nadson a proposé une nouvelle interprétation de cette copulation : pour lui, ce phénomène constituerait au contraire un acte sexuel primitif. Mais ses arguments ne nous paraissent pas très clairs.

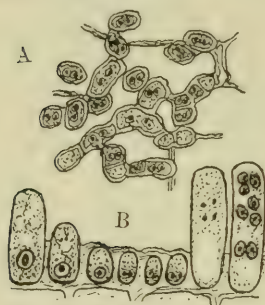


Fig. 47. *Exoascus deformans*. A. Mycélium végétatif à cellules binucléées. B. Divers stades de la fusion nucléaire et de la formation des asques (d'après Dangeard).

H. Marchand a démontré récemment que ces processus sont extrêmement fréquents dans les levures et se rencontrent dans les *S. ellipsoideus*, *validus*, *intermedius*, *turbidans* et plusieurs espèces voisines.

C. Exoascées. — Dangeard (2) a montré, il a longtemps, que les cellules du mycélium et les jeunes asques de l'*Exoascus deformans* offrent toujours deux noyaux. Ceux-ci se fusionnent dans les jeunes asques et l'unique noyau, qui résulte de cette fusion, subit 3 mitoses successives pour former les 8 ascospores. Dangeard a considéré cette fusion nucléaire comme un véritable processus sexuel (fig. 47).

Ikeno (1) a pu vérifier cette fusion nucléaire dans un certain nombre d'Exoascées (*Taphrina indigenes*, *Kusanoi*, *Johansonii*, et *Exoascus cerasi*, *pruni* et *deformans*).

Peut-être s'agit-il encore dans cette fusion nucléaire d'un processus parthénogamique, mais l'origine des cellules binucléées reste inconnue jusqu'ici.

D. Entomophthorées. — Un autre cas de parthénogamie a été observé par Vuillemin (1) dans une des Entomophthorées, l'*Ent.*

gloeospora, où la sexualité a disparu et où les spores durables sont considérés souvent comme des œufs parthénogénétiques ou azygospores.

D'après Vuillemin, l'azygospore de l'*E. gloeospora* ne renferme à son début qu'un seul noyau: celui-ci subit un certain nombre de divisions successives qui porte le nombre des noyaux à 16 et parfois davantage. A partir de ce moment, tous les noyaux se fusionnent deux à deux et ainsi de suite jusqu'à ce qu'il n'en subsiste qu'un seul dans l'azygospore. D'après Vuillemin, il s'agirait dans cette fusion nucléaire un équivalent à la fécondation: ce serait par conséquent une parthénogamie. Toutefois les résultats de Vuillemin sont contestées par les recherches plus récentes de Olive (2 et 3) qui d'ailleurs n'admet pas que les spores durables représentent des azygospores.

E. Pseudogamie.

A. Autobasidiomycètes. — C'est à la pseudogamie que semble se rattacher la sexualité des Autobasidiomycètes. Les recherches de Dangeard (3) ont démontré depuis longtemps déjà, dans un grand nombre d'espèces d'Autobasidiomycètes, que la baside, au début de son développement, offre toujours deux noyaux et que ceux-ci se fusionnent avant la formation des basidiospores. Aussitôt cette fusion opérée, le noyau, qui en résulte, en se divisant en vue de la formation des basidiospores, subiraient une réduction chromatique. Dangeard considère cette fusion comme un véritable processus sexuel (fig. 48).

Juel (1 et 2), puis Perrot ont confirmé l'existence de ce phénomène. De son côté, Wager (2) constate que les jeunes basides sont le siège d'une fusion nucléaire: mais d'après lui, il pourrait y avoir fusion de 2 à 8 noyaux. Il considère ce phénomène comme physiologiquement équivalent à la sexualité, mais lui refuse la valeur d'un véritable acte sexuel. Percy Groom admet que cette fusion représente un mode spécial de fécondation qu'il nomme deutérogamie.

Ruhland (1) a repris plus tard l'étude de l'évolution nucléaire des Basidiomycètes. Il constate que, dans le mycélium de ces Champignons, les articles renferment toujours deux noyaux et que ceux-ci sont souvent accolés par paire. En outre, il montre que, dans les jeunes basides, contrairement à l'opinion de Wager, on ne rencontre jamais que deux noyaux: ces noyaux se fusionnent pour donner le noyau secondaire de la baside. Il confirme donc les résultats de Dangeard sur la fusion nucléaire de l'asque.

Presqu'à la même époque, dans une étude très précise, Maire (2) a montré, comme Ruhland, que les deux noyaux qui se fusionnent dans la baside résultent d'une série de cellules binucléées dont les noyaux se divisent par mitose conjuguée. Les basidiospores offrent généralement deux noyaux, mais le mycélium qui dérive de la

basidiospore est toujours formé de cellules à un seul noyau; ces cellules peuvent ensuite dans les filaments âgés devenir plurinucléées par suite de la division directe de leur noyau, mais à un certain moment toutes les cellules qui sont destinées à former le carpophore deviennent binucléées. La formation de ces cellules binucléées s'effectue de très bonne heure et la plus grande partie du mycélium offre des cellules binucléées. Maire admet donc que les Basidiomycètes présentent une évolution nucléaire analogue à celle des Urédinées, avec un sporophyte représenté par des cellules binucléées et un gamétophyte à cellules uninucléées qui succède à la karyogamie de la baside. La fusion nucléaire qui s'opère dans la baside correspondrait donc au début de la réduction numérique des chromosomes et serait le point de départ du gamétophyte.

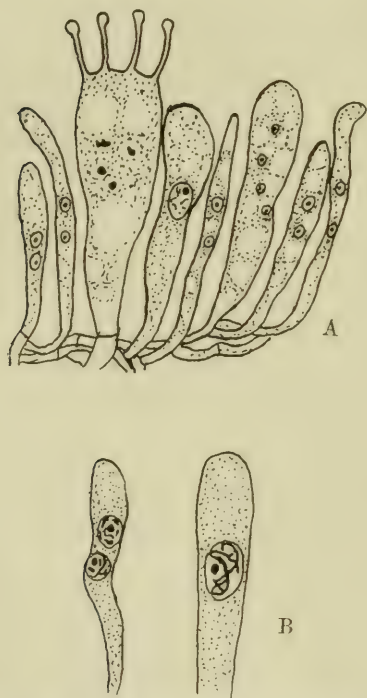


Fig. 48. A. Formation des basides dans *Hydnangium repandum*. Les jeunes basides offrent 2 noyaux qui se fusionnent ensuite (d'après Dangeard). B. Fusion nucléaire pendant la formation de la baside de *Cantharellus cinereus* (d'après Maire).

Les mitoses nécessitées par la formation des basidiospores qui s'effectuent dans la baside immédiatement après la karyogamie sont d'ailleurs accompagnées, selon Maire, d'une réduction de chromosomes. La première mitose est précédée d'un stade synapsis et présente les caractères d'une mitose hétérotypique. Les chromosomes sont au nombre de 2 dans chacun des deux noyaux du sporophyte. Le noyau secondaire de la baside qui résulte de la fusion des deux noyaux renferme 4 chromosomes; ceux-ci se soudent deux à deux au synapsis qui précède la première mitose et se dédoublent au cours de cette division.

Petri arrive de son côté à des résultats analogues avec l'étude de *Hydnangium carneum*, mais il observe dans la première mitose de la baside la présence de plus de 2 chromosomes. Cependant van Bambeke (3) a pu confirmer entièrement les résultats de Maire dans la même espèce.

Dans des recherches postérieures, Maire (5) a précisé les détails de la division hétérotypique dans plusieurs espèces dont surtout *Mycena galericulata*.

Dans cette espèce, le peloton chromatique du noyau secondaire de l'asque subit d'abord une fissuration longitudinale, puis se concentre sur un côté du noyau en un amas de chromatine qui correspond au synapsis. A un stade ultérieur, cet amas de chromatine se transforme en 4 chromosomes qui s'accolent et souvent se soudent partiellement pour former deux chromosomes doubles. A la plaque équatoriale, ceux-ci se séparent de nouveau et subissent pendant leur ascension au pôle une seconde scission longitudinale, de telle sorte qu'on trouve des stades avec 8 chromosomes disséminés sur le fuseau. Maire avait d'abord pris ces stades pour des débuts de prophase et avait considéré ces 8 chromosomes comme des protochromosomes, qui se souderaient ensuite en deux chromosomes définitifs. Bientôt, les 8 chromosomes ainsi formés ont émigré aux deux pôles où ils forment deux plaques d'anaphase à 4 chromosomes. Là les chromosomes se ressèrent et ne forment bientôt plus de 2 chromosomes doubles. A la prophase de la seconde mitose, les 2 chromosomes doubles réapparaissent, puis ceux-ci se dédoublent à la métaphase pour donner à l'anaphase deux plaques polaires de 2 chromosomes monovalents.

Fries (3) a récemment vérifié ces phénomènes dans *Nidularia pisiformis*. Il constate d'abord un synapsis, auquel fait suite un spirème pendant lequel le peloton chromatique apparaît formé de deux filaments accolés. Bientôt après, le peloton se sectionne en deux tonçons constitués chacun de deux filaments accolés, qui, selon Fries représentent deux chromosomes doubles (fig. 49). Ces deux chromosomes doubles ne tardent pas à se contracter, puis ils se séparent à la plaque équatoriale en 4 chromosomes monovalents qui subissent chacun une division longitudinale. Les 8 chromosomes qui résultent de cette division vont se placer aux pôles par groupe de 4. A la prophase de la seconde mitose, ces 4 chromosomes réapparaissent dans chaque noyau et semblent émigrer simplement aux deux pôles sans se diviser, pour former deux noyaux à 2 chromosomes.

Dans une étude plus récente, Wager (5) a contesté l'existence constante des cellules binucléées dans les Autobasidiomycètes. Dans *Mycena galericulata*, il observe dans les jeunes basides 6 à 8 petits noyaux, dont deux seulement se fusionnent. Dans d'autres espèces, il constate que la karyogamie s'effectue entre deux noyaux-frères. Mais ce sont là des résultats qui demanderaient à être vérifiés et qu'on ne saurait accepter qu'avec la plus extrême réserve. Pour ce qui concerne la première division du noyau secondaire de la baside, Wager admet qu'elle est hétérotypique, mais le nombre des chromosomes serait de 4 et non de 2.

On ignore encore par quel processus et à quel stade se forme le sporophyte, mais autant qu'il semble résulter des recherches de Maire, Harper (8), et des travaux plus récents de Nichols, il paraît

naître à un stade variable du développement par division nucléaire non suivie du cloisonnement de la cellule, ou par cloisonnement séparant des cellules binucléées, suivant que les cellules sporophytiques sont multinucléées ou uninucléées.

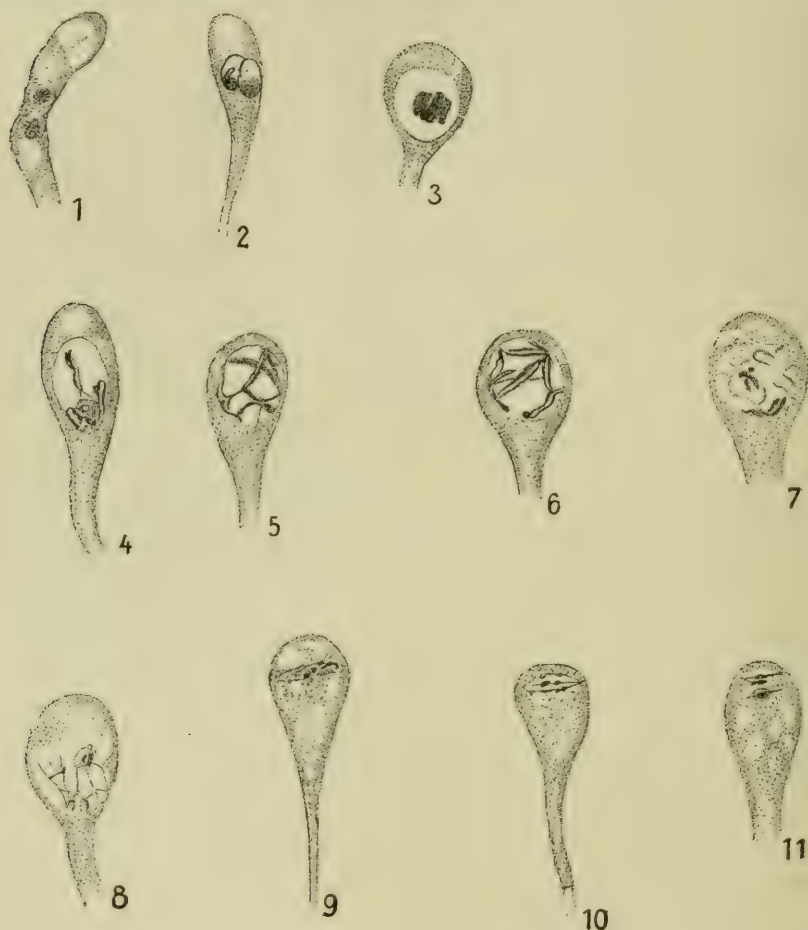


Fig. 49. Formation de la baside et mitose hétérotypique dans *Nidularia pisiformis*. 1 Baside jeune à 2 noyaux. 2 Fusion des deux noyaux. 3 et 4 Synapsis après la fusion nucléaire. 5 et 6 Spirème formé de deux cordons accolés. 7 et 8 Tronçonnement du spirème en 2 chromosomes doubles. 9 Plaque équatoriale à 4 chromosomes. 10 Métaphase. 11 Plaques équatoriales de la deuxième mitose, avec 2 chromosomes dans chaque noyau (d'après Fries).

Nichols, qui a cherché dans un grand nombre d'espèces l'origine du sporophyte, a montré qu'il n'apparaît pas à un stade déterminé, mais à un stade variable, qui précède la formation du carpophore. Les basidiospores renferment d'ordinaire deux noyaux et les cellules

du tubes germinatifs qui résultent de leurs germination sont généralement plurinucléées. Ensuite, elles deviennent le plus souvent uninucléées, puis apparaît le sporophyte à cellules binucléées. Le sporophyte peut se former de très bonne heure. En faisant germer des basidiospores des Coprins, Nichols a constaté, par exemple, que les cellules binucléées peuvent apparaître dans la deuxième ou troisième cellule du tube germinatif qui résulte du développement de la basidiospore. Dans d'autres cas, Nichols a constaté, dans la même espèce, que les cellules binucléées apparaissent un peu plus tard, dans des branches spéciales du mycélium issu de la basidiospore. Le sporophyte ne semble donc pas résulter de la fusion de deux cellules, d'une copulation, et ne naît pas dans des organes spéciaux, comme dans les Urédinées. Aussi peut-on assimiler sa formation, à une sorte de pseudogamie.

B. Ustilaginées. — Il semble exister des traces de sexualité chez le Ustilaginées, mais la question est restée encore très peu connue. Toutefois les quelques renseignements que nous possédions sembleraient indiquer que les Ustilaginées représentent comme beaucoup de Champignons, un groupe où la sexualité a subi une rétrogradation et ne s'est conservée que dans quelques formes. Dans les autres, on observe toujours cependant une fusion nucléaire dans les jeunes chlamydospores et ce phénomène semble devoir être assimilé à une pseudogamie.

On sait que, dans beaucoup d'Ustilaginées, les cellules du promycélium ou les sporidies issues de ce dernier s'anastomosent souvent deux à deux au moment de leur germination. De Bary admettait que ces fusions représentaient des phénomènes sexuels. Dangeard (1) au contraire a montré par l'étude cytologique des Ustilaginées que ces anastomoses ne sont pas accompagnées de fusion nucléaire et n'ont pas conséquent aucun caractère sexuel. Elles représenteraient simplement des anastomoses analogues à celles qu'on rencontre dans beaucoup de Champignons et dont le rôle n'est pas encore bien connu, mais qui en tous cas n'ont aucune relation avec la sexualité. Cependant, il résulte des recherches de Dangeard que les jeunes chlamydospores offrent toujours à leur naissance deux noyaux et que ceux-ci se fusionnent pendant l'épaississement de la membrane de la chlamydospore. Dangeard considère cette fusion nucléaire comme une véritable fécondation analogue à celle qu'il a décrite dans les Ascomycètes et les Basidiomycètes. La chlamydospore serait donc un œuf et pourrait être homologuée à la téléutospore des Urédinées.

Harper (5) qui a observé de son côté la germination des sporidies de diverses espèces d'Ustilaginées (*Ust. Carbo*, *Maydis*, *antherarum* et *scabiosa*) a confirmé les observations de Dangeard et a montré que les anastomoses qui se produisent entre les cellules du promycélium ou entre les sporidies lors de la germination ne sont pas accompagnées de fusion nucléaire.

Toutefois, la question s'est compliquée à la suite d'un travail de Federley qui est arrivé à des résultats tout différents. Cet auteur a constaté au contraire que les fusions des sporidies dans l'*Ust. Tragopogonis pratensis* sont accompagnées d'une fusion nucléaire et présentent par conséquent le caractère d'une sexualité.

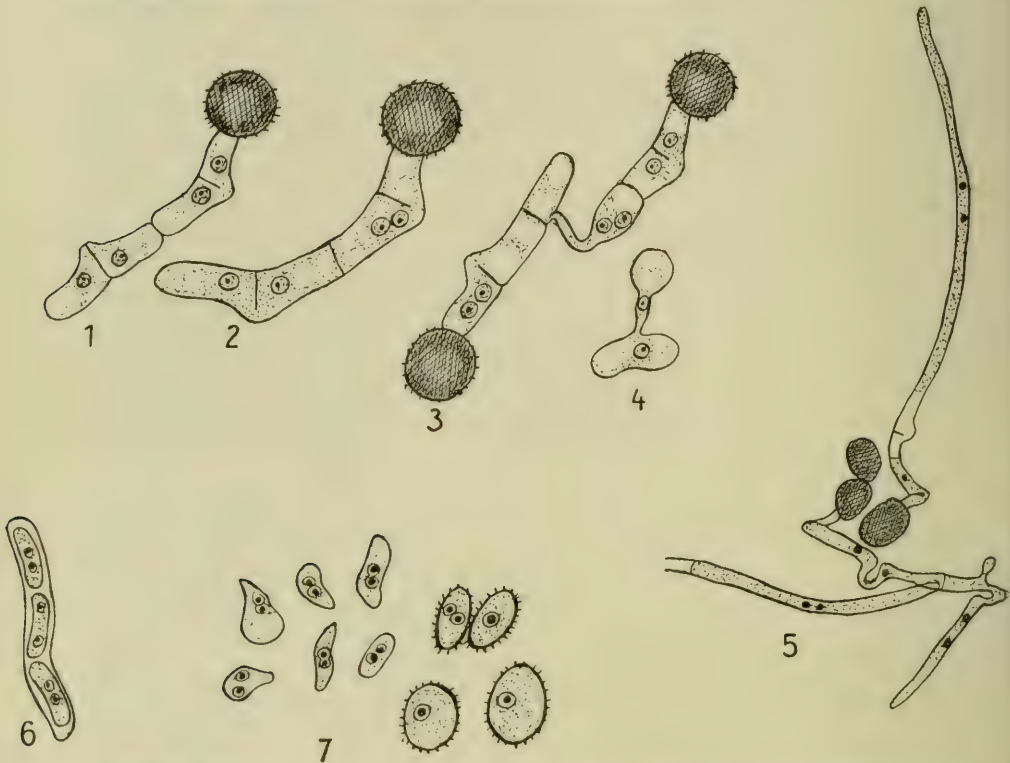


Fig. 50. Copulation dans *Ustilago Carbo*. 1 à 3 Germination des chlamydospores avec anastomoses entre les cellules du promycélium issu de la germination des chlamydospores et réunion des 2 noyaux dans la même cellule, formant le sporophyte à cellules binuclées ou dikaryon. 4 Anastomose entre deux sporidies formées par bourgeonnement du promycélium. 5 Germination de chlamydospores à un stade plus avancé. Dans le promycélium d'en haut, on voit, à la base, une anastomose entre deux cellules et plus haut un hyphe végétatif à deux noyaux (sporophyte) résultant du développement de deux cellules anastomosées du promycélium. En bas, un promycélium, dont les deux premières cellules sont en voie de s'anastomoser, et les deux dernières, après s'être anastomosées ont donné un hyphe binucléé. 6 Mycélium végétatif à cellules binuclées. 7 Divers stades de la formation des chlamydospores et de la fusion nucléaire (d'après Rawitscher).

En présence de ces faits, nous avons essayé dès 1910 (19) d'émettre une hypothèse qui concilierait les deux opinions contradictoires. Voici, en propres termes, ce que nous disions: „Dès lors, on pourrait se demander si la fusion des basidiospores ne représenterait pas un acte sexuel: dans la majorité des espèces, notamment celles qu'a observée

Dangeard, les noyaux s'accoleraient sans se confondre et constitueraient un synkaryon jusqu'aux chlamydospores dans lesquels s'opèreraient la fusion nucléaire et la réduction numérique des chromosomes. Dans d'autres Ustilaginées, telles que l'*U. Tragopogonis pratensis*, au contraire, la copulation nucléaire se produirait dans l'œuf formé par la réunion de deux basidiospores et la réduction dans la chlamydospore. Ainsi se trouveraient conciliées les deux opinions contradictoires de Dangeard et de Federley.

Cette hypothèse vient de recevoir tout dernièrement une remarquable confirmation par les recherches de Lutmann et Rawitscher.

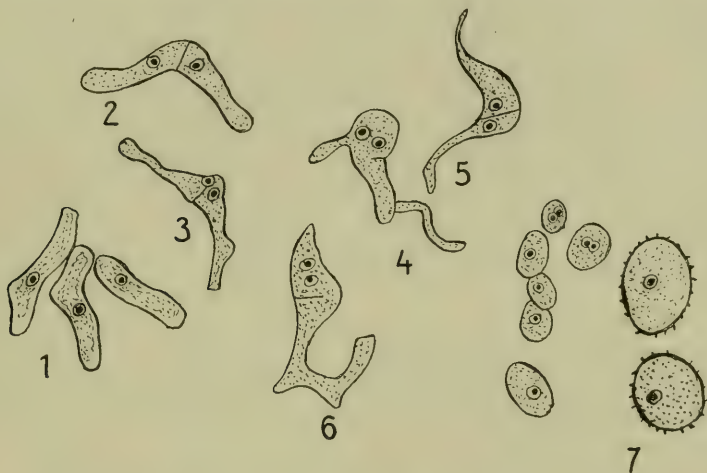


Fig. 51. Pseudogamie dans *Ustilago Maydis*. 1 Mycélium végétatif à cellules uninucléées. 3 à 6 Formation du sporophyte à cellules binucléées par résorption de la cloison transverse de deux cellules contigües du mycélium végétatif. 7 Divers stades de la formation des chlamydospores et de la fusion nucléaire (d'après Rawitscher).

Lutman a pu vérifier dans un certain nombre d'espèces (*Ust. Tragopogonis*, *Carbo* et *Maydis*) la fusion nucléaire décrite par Dangeard dans la chlamydospore. En outre, il a constaté que dans les *Ust. Hordei*, *Asenae* et *Tritici*, les cellules du mycélium qui végète dans l'hôte sont toujours binucléées, tandis que les cellules du promycélium dérivé de la chlamydospore sont uninucléées. Les cellules du promycélium ne produisent pas de sporidies, mais elles s'anastomosent deux à deux. C'est dans ces anastomoses, que les cellules binucléées prennent naissance. En effet, le noyau de l'une des cellules anastomosées s'introduit dans l'autre: là les deux noyaux s'accolent, mais sans se fusionner, puis la cellule à 2 noyaux ainsi formée donne naissance à un mycélium à cellules binucléées.

Ces résultats ont été confirmés et précisés tout récemment par Rawitscher qui a observé la formation et la germination des

chlamydospores d'un certain nombre d'espèces. Dans toutes les espèces observées (*U. Tragopogonis*, *Carbo* et *Maydis*), l'auteur a constaté que les chlamydospores adultes sont toujours uninucléées, de même que les cellules du promycélium qui résulte de leur germination. Rautscher n'a pas pu suivre la germination des chlamydospores de l'*U. Tragopogonis*, mais a observé d'une manière très précise celle des chlamydospores des deux autres espèces. Dans l'*U. Carbo*, les cellules du promycélium donnent parfois naissance à des sporidies, mais, le plus souvent, elles s'allongent, se cloisonnent et produisent directement un mycélium. Dans le premier cas, les sporidies s'anastomosent toujours deux à deux avant de germer. Dans le second cas, ce sont les cellules du promycélium qui s'anastomosent et qui, en s'allongeant et se cloisonnant, fournissent le mycélium. Pendant ces phénomènes, le noyau de l'une des cellules anastomosées (sporidies ou cellules du promycélium) passe dans l'autre et s'accôle au noyau de cette dernière (fig. 50). Il ne se produit jamais de fusion nucléaire, mais l'association de deux noyaux (dikaryon de Maire). Ces deux noyaux se divisent par mitose conjuguée et le mycélium qui dérive de la germination des cellules anastomosées offre toujours des cellules binucléées jusqu'à la formation des chlamydospores, dans lesquels se produit la fusion des deux noyaux accolés.

Dans l'*U. Maydis*, au contraire, les cellules du promycélium produisent toujours des sporidies: celles-ci ne s'anastomosent jamais et germent isolément. Elles produisent dans l'hôte un mycélium d'abord à cellules uninucléées, qui à un certain moment deviennent binucléées. Les cellules binucléées prennent naissance par fusion de deux cellules voisines du mycélium: la cloison transverse qui les sépare se résorbe et ainsi se forme une cellule binucléée qui devient le point de départ d'un mycélium à cellules binucléées aux dépens duquel se formeront les chlamydospores dans lesquelles s'opérera la fusion des deux noyaux (fig. 51).

Ces résultats prouveraient donc que certaines Ustilaginées, telles que l'*U. Carbo*, possèdent une véritable fécondation par copulation isogamique qui se produirait entre les cellules du promycélium ou entre les sporidies. L'œuf qui résulterait de ce phénomène renfermerait deux noyaux accolés, mais non fusionnés, qui, par mitoses conjuguées, produiraient une longue lignée de cellules binucléées comprenant tout le développement végétatif du Champignon. Cette lignée de cellules binucléées représenterait le sporophyte ou diplophase. Ce sporophyte se terminerait avec la chlamydospore qui serait le siège de la fusion nucléaire et la réduction chromatique s'opérerait sans doute dans les premières mitoses qui s'effectuent dans le promycélium résultant de la germination des chlamydospores. Le gaméophyte serait donc représenté par le promycélium et les sporidies. Les autres

espèces, comme l'*U. Maydis*, auraient perdu cette sexualité, mais celle-ci serait remplacée dans le mycélium par une pseudogamie, consistant en la fusion de deux cellules voisines formant ainsi une cellule binucléée, point de départ d'une lignée de cellules binucléées aux dépens de laquelle naissent les chlamydospores. L'évolution nucléaire des Ustilaginées serait donc tout à fait homologuable à celles des Urédinées.

Il resterait à expliquer la fusion nucléaire décrite par Federley dans les sporidies de l'*U. Tragopogonis pratensis*. Peut-être cette fusion résulterait-elle d'une erreur d'interprétation et consisterait-elle en l'accolement de deux noyaux commençant la diplophase à noyaux conjugués. Il se pourrait aussi que dans la variété observée par cet auteur, il y ait bien une fusion nucléaire dans les sporidies et que la diplophase soit représentée par un seul noyau à $2n$ chromosomes. A ce compte, la chlamydospore ne serait pas dans cette variété le siège d'une fusion nucléaire. La question se complique à la suite d'une note plus récente de Werth et Ludwigs qui ont suivi le développement de l'*U. antherarum* et n'ont pu parvenir à mettre en évidence dans cette espèce ni fusion nucléaire dans la chlamydospore, ni accolement de noyaux dans les anastomoses qui se produisent entre les sporidies.

Comme on le voit le problème reste des plus confus. Toutefois les résultats de Lutman et de Rawitscher lui donnent une orientation nouvelle et il est à souhaiter que l'étude cytologique des Ustilaginées ne tarde pas à être l'objet de nouvelles recherches.

F. Apomixie.

La parthénogénèse et l'apogamie sont des phénomènes excessivement fréquents chez les Champignons.

A. Saprologniées. — Il y a longtemps déjà que Bary a attiré l'attention sur la dégradation que subit la sexualité dans les Saprologniées. Chez elles, on constate en effet l'avortement progressif et enfin la suppression complète des anthéridies. Dans certaines espèces, cette suppression n'affecte que quelques individus (*Sapr. mixta*, par exemple), tandis que dans d'autres telles que *Sapr. monilifera*, les anthéridies sont toujours absentes.¹⁾

Davis (2) a observé l'ovogénèse dans une forme parthénogénétique de *Saprol. mixta*. Il constate que les noyaux de l'oogone se divisent par mitose à 4 chromosomes, puis dégèrent, à l'exception de quelques-uns situés au centre des oospores qui se différencient aux dépens

¹⁾ Klebs dans d'importantes recherches a montré que l'absence d'anthéridies est sous la dépendance de la constitution chimique du milieu.

de l'oogone. Cette différenciation s'opère dans l'oogone à partir des ovocentres et l'auteur pense qu'elle est sous leur dépendance directe.

B. Mucorinées. — Van Tieghem et Le Monnier ont été les premiers à montrer l'existence fréquente de la parthénogénèse dans les Mucorinées. Les recherches récentes de Namyslowsky ont précisé cette question. D'après cet auteur, l'homothallie et l'hétérogamie des gamètes résulteraient d'une dégradation de la sexualité et aboutiraient en dernier lieu à la production d'azygospores.

C. Hémiascées. — Dans les Hémiascées, la parthénogénèse semble être la règle. La sexualité n'a été rencontrée que dans le *Dip. albidus* et les *Endogone lactiflua* et *Ludwigii*; partout ailleurs l'asque résulte d'une cellule plurinucléée, sans qu'aucun phénomène sexuel n'intervienne. C'est ce qui résulte des recherches de M^{lle} Popta sur les asques des *Protomyces Bellidis* et *macrosporus*, de Dangeard (9) sur les asques de *Protomyces macrosporus* et *Protascus subuliformis*, de Juel (4) sur les asques de *Taphridium umbelligerarum* et *algeriense*, et de Buchholz sur ceux de *Endogone macrocarpa* et *microcarpa*. Ces auteurs ne constatent aucune fusion nucléaire dans l'asque. Il est vrai que pour Dangeard, les Hémiascées dériveraient des Chytridinées: les unes telles que *Dipodascus* auraient conservé le sporange sexuel de leurs ancêtres, tandis que les autres, les plus nombreuses, n'auraient conservé que le sporange asexué. Les asques de la plupart des Hémiascées n'auraient donc aucune origine sexuelle.

Cependant dans beaucoup d'Hémiascées (*Protomyces Bellidis*, d'après M^{lle} Popta, *Prot. macrosporus*, d'après Dangeard, *Taphridium umbelligerarum* et *algeriense*, d'après Juel), les spores formées dans le sporange peuvent contracter des anastomoses avant de germer. M^{lle} Popta n'a observé aucune fusion nucléaire dans ces anastomoses, mais Dangeard a vu parfois des formes anastomosées, avec un seul noyau. On pourrait donc se demander si ces anastomoses ne représenteraient pas un processus parthénogamique analogue à celui que nous avons décrit dans certaines levures. La question serait à examiner.

D. Ascomycètes inférieurs. — La parthénogénèse est également très fréquente dans les Ascomycètes inférieurs (Saccharomycétacées et Endomycétacées). Dans les Endomycétacées, on constate de nombreuses parthénogénèses dans les espèces normalement sexuées. Dans l'*E. fertilis*, nous avons montré (18) qu'il y a de très nombreux cas de parthénogénèse. Souvent deux prolongements émis par deux cellules voisines en vue de la copulation cheminent côte à côte sans s'anastomoser. L'un et l'autre se renflent et produisent séparément un asque. Parfois aussi une cellule intercalaire d'un filament, en se renflant, produit un asque parthénogénétique. Généralement, les asques parthénogénétiques se distinguent des asques dérivés

d'une copulation par leurs plus petites dimensions et par leurs ascospores dont le nombre est variable et inférieur à 8.

De même, dans l'*E. Magnusii*, nous avons constaté (18) que souvent il y a parthénogénèse.

Nous avons montré (18) que l'*E. fibuliger*, Champignon voisin de l'*E. fertilis* où nous avons décrit la copulation, est devenu entièrement parthénogénétique. Cependant les asques conservent encore des vestiges de la sexualité primitive. Parfois, ils naissent isolément par simple bourgeonnement latéral ou terminal des filaments, mais dans beaucoup

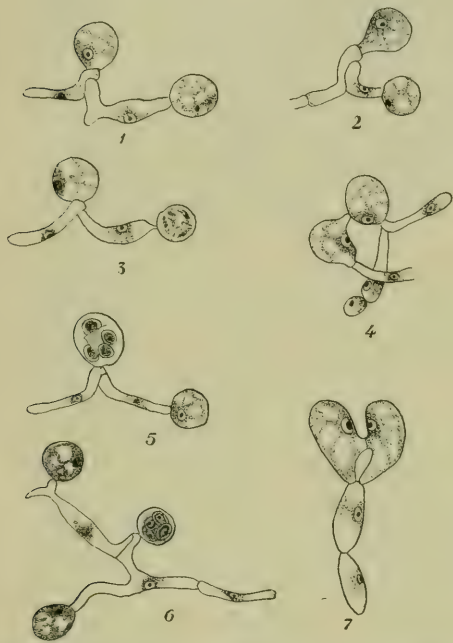


Fig. 52. Formation apomixique de l'asque dans *Endomyces fibuliger* (d'après Guilliermond).

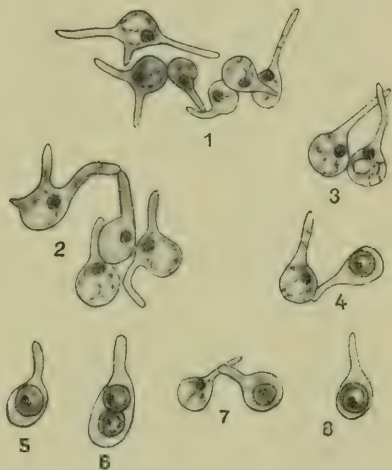


Fig. 53. Formation apomixique de l'asque dans *Torulapsora Rosei*. 1 à 3 Cellules se préparant à sporuler et formant des diverticules en vue de la copulation. 4 à 8 Cellules pourvues de diverticules et se transformant en asques sans avoir pu réussir à copuler (d'après Guilliermond).

de cas, ils se forment aux dépens d'une anastomose qui relie deux cellules voisines et par le procédé suivant: Deux articles contigus du mycélium émettent chacun une protubérance. Les deux protubérances s'anastomosent, mais la cloison qui les sépare ne se résorbe généralement pas et, en tout cas, il ne s'effectue aucun mélange entre les contenus des deux articles anastomosés. L'une des protubérances arrête son développement, l'autre s'allonge, se recourbe sur la première et donne naissance par bourgeonnement à un asque tétrasporé (fig. 52). Dans quelques cas, les deux protubérances cheminent côte à côte sans s'anastomoser et forment chacune un renflement qui devient une cellule-

mère d'asque, puis les deux cellules-mères ainsi constituées se relient l'une à l'autre par une sorte de canal de copulation dont la cloison mitoyenne ne se résorbe pas. Il arrive aussi que les extrémités d'un filament forment par cloisonnement successif une chaîne de cellules qui se renflent et se transforment en asques; souvent en ce cas, on constate aussi la production d'anastomoses reliant ces asques l'un à l'autre.

Ces anastomoses prouvent donc, que bien que toute sexualité ait disparu, les cellules destinées à former des asques et qui doivent être regardées comme des gamètes parthénogénétiques n'en conservent pas moins une certaine attraction sexuelle. D'ailleurs, quand on compare ces anastomoses avec la reproduction sexuelle de l'*E. fertilis*, on est frappé de la ressemblance qui existe entre le mode de formation de l'asque dans ces deux Champignons. Dans l'un et l'autre, deux cellules contigües produisent des protubérances qui cherchent à s'unir. Dans l'*E. fertilis*, elles réussissent généralement à former un œuf, tandis que dans l'*E. fibuliger* elles échouent constamment dans leurs tentatives.

Il n'est pas douteux que les anastomoses qui précèdent la formation des asques dans ce dernier Champignon représentent des vestiges d'une reproduction sexuelle ancestrale analogue à celle qui se produit encore dans l'*E. fertilis*, dont l'*E. fibuliger* est d'ailleurs très voisin.

E. Saccharomycétacées. — Dans les Saccharomycétacées, la sexualité s'est conservée avec de nombreux cas de parthénogénèse dans quelques formes archaïques (*Schizosaccharomyces*, *Zygosaccharomyces*, *Debaryomyces globosus*, *Guilliermondia*) pour disparaître dans les autres.

Récemment, nous (15 et 25) avons eu l'occasion de signaler de curieux exemples de parthénogénèse dans des levures nouvelles, *Schwanniomycetes occidentalis* et *Torulaspora Rosei*. Dans ces levures, les asques se développent toujours par parthénogénèse, mais ils conservent des vestiges d'attraction sexuelle. Les cellules ascogènes émettent, en effet, au moment de leur formation des sortes de protubérances ou d'éperons, au moyen desquels elles cherchent à s'anastomoser deux à deux (fig. 53). Parfois ces protubérances arrivent à se rejoindre, mais jamais la cloison mitoyenne qui sépare le canal de copulation ne se résorbe et chacune des cellules se transforme en asque parthénogénétique. Rose et Dombrowski ont signalé des phénomènes de même ordre dans d'autres espèces.

Enfin dans la plupart des levures, les asques naissent par parthénogénèse et n'offrent plus aucune trace de sexualité. Janssens et Leblanc avaient bien cru remarquer que l'asque de ces levures renfermait au début deux noyaux et que ceux-ci se fusionnaient ensuite avant les divisions nucléaires nécessaires à la formation des spores. Il y aurait donc eu dans ces levures une parthénogamie

analogue à celle des Exoascées. Mais nos recherches (6 et 9) ont établi d'une manière définitive qu'il n'en est rien. L'asque renferme dès le début un seul noyau et c'est celui-ci qui par bipartitions successives fournit directement les noyaux de ascospores. Il n'y a donc pas de karyogamie comme dans les Exoascées. Dans un certain nombre de cas, nous avons vu que la fécondation est remplacée par une parthénogamie entre les ascospores.

F. Urédinées. Les Endophyllées semblent avoir perdu leur sexualité et rentrer dans le cas de l'apomixie. Elle sont en effet dépourvues de téléutospores. On pourrait croire a priori que la fusion nucléaire existe dans les écidiospores, puisque ces dernières émettent un promycélium comme les téléutospores. Sappin-Trouffy et Maire (2) ont montré les premiers qu'il n'en est rien, et qu'aucune karyogamie ne se produit dans l'écidiospore. Toutefois, il se forme un dikaryon à la base de l'écidie. Mais tantôt l'un des noyaux de l'écidiospore disparaît par dégénérescence (Maire) (*End. Valerianae tuberosae*), tantôt le dikaryon de l'écidiospore se maintient et subit une mitose conjuguée dont les produits s'isolent dans les cellules du promycélium. (*End. Euphorbia silvaticae*), d'après Sappin-Trouffy, et (*End. Sempervivi*) d'après Maire. Il y a donc dans ce cas parthénogénèse; cependant, il subsiste encore un vestige de sexualité, puisqu'il se forme un dikaryon.

M^{me} Moreau a signalé récemment une Urédinée indéterminée (peut-être Endophyllée) dont les écidies et les écidiospores ne renfermaient qu'un seul noyau. Ici, il n'y a donc plus de dikaryon et la parthénogénèse s'est définitivement installée.

Cependant, nous avons vu que Hoffmann a observé une variété d'*End. Sempervivi* dans laquelle la sexualité s'était conservée et où le dikaryon, formé à la base des écidiospores par copulation de deux oosphères, se terminait dans l'écidiospore par une fusion nucléaire.

G. Autobasidiomycètes. — Les Basidiomycètes offrent un exemple de parthénogénèse avec le genre *Godfrinia*.

Maire (2) a attiré l'attention sur le fait que dans l'*Hygrophorus conicus* et l'*H. ceraceus*, la baside ne renferme jamais qu'un seul noyau. Ces espèces sont donc parthénogénétiques, et Maire a proposé de créer pour elles un genre nouveau, le genre *Godfrinia*.

Fries (2) a repris récemment l'étude de *Godfrinia conica* et a confirmé entièrement les résultats de Maire. Il observe toujours un seul noyau dans la baside. Ce noyau subit une mitose et les deux noyaux-fils qui en résultent, après une période de repos, s'introduisent dans les deux basidiospores. Il n'y a donc dans cette espèce qu'une seule mitose dans la baside. Une fois dans la spore, chacun de ces noyaux subit une nouvelle mitose. Dans ces deux mitoses, on compte deux chromosomes. Ainsi tandis que dans les autres Basidiomycètes, on trouve dans les jeunes asques deux noyaux et que le noyau qui

résulte de leur fusion subit deux mitoses successives dans la baside, il n'y a dans *G. conica* qu'un seul noyau dans la baside et cette cellule n'est le siège que d'une seule mitose. Il n'y a donc pas de réduction chromatique. Aussi l'auteur admet-il comme Maire que cette espèce est apomixique.¹⁾

Tous ces exemples montrent combien l'apomixie est fréquente chez les Champignons qui peuvent être considérés comme un groupe en voie de perdre sa sexualité.

G. Sexualité des Ascomycètes supérieurs.

Nous placerons ici séparément l'étude de la sexualité Ascomycètes supérieurs qui est la question la plus controversée de la cytologie des Champignons et qui n'a pas encore reçu sa solution définitive.

Trois théories en effet restent en présence. L'une place la sexualité à l'origine du périthèce et admet qu'à l'origine de l'asque il se produit une fusion nucléaire de signification obscure (Harper). L'autre conteste la sexualité à l'origine du périthèce et admet que la fusion nucléaire de l'asque représente la sexualité (Dangeard). La troisième admet que la sexualité est bien à l'origine du périthèce, mais que les noyaux mâles et femelles restent accolés dans l'œuf sans se fusionner et se divisent par mitose conjuguée pendant le développement du périthèce pour ne se confondre que dans l'asque (Claussen).

Nous examinerons successivement 1° la fécondation du périthèce, 2° la fusion de l'asque, 3° l'évolution nucléaire des Ascomycètes et la théorie de Claussen.

I. Fécondation à l'origine du périthèce.

Nous examinerons ici tous les cas observés de sexualité à l'origine du périthèce en suivant non pas l'ordre chronologique des travaux auxquels ils ont donné lieu, mais en les groupant d'après leur mode. Ils se rattachent en effet soit à la mérogamie, soit à la gamétangie, soit à l'hologamie, soit à la parthénogamie, soit à la pseudogamie.

Copulation. — Les premiers exemples d'hologamie ont été

¹⁾ Citons ici un travail de Kniep, qui a observé récemment dans des cultures artificielles d'*Armillaria mellea*, au bout de deux à trois semaines, la production de basides typiquement constituées. Celles-ci apparaissaient dans les parties de la culture où le mycélium présentait l'aspect duveteux. Ces basides n'offraient dès leur origine qu'un seul noyau. Celui-ci subissait deux mitoses successives et il se formait deux basidiospores. L'auteur se demande pourquoi ces basides ne présentaient pas de karyogamie: peut-être, se formaient-elles par parthénogénèse; cependant Kniep a constaté que la première mitose était précédée d'un stade synapsis et paraissait être hétérotypique.

observés par Harper (1 et 3) dans l'*Erysiphe communis* et dans *Sphaerotheca Humuli*.

Cette dernière espèce a été l'objet d'un travail plus récent de Blackman et Fraser (1) qui vérifie entièrement les résultats de Harper. La formation du périthèce débute par la formation de deux cellules sexuelles, l'oogone et l'anthéridie, qui s'anastomosent entre elles par leurs extrémités supérieures (fig. 54). L'anthéridie déverse son contenu dans l'oogone où se produit une fusion du noyau mâle et du noyau femelle. L'oogone une fois fécondée se cloisonne en plusieurs cellules dont l'une, se développant aux dépens des autres, devient l'asque. Il est bon de noter que cette cellule-mère de l'asque possède primitivement deux noyaux qui se fusionnent au début de la formation de l'asque, mais Blackman et Fraser, pas plus que Harper, n'attribuent aucune signification sexuelle à cette fusion nucléaire. Blackman et Fraser considèrent l'ascogone tout entier (formé de plusieurs cellules dont l'une binucléée donne l'asque après fusion de ses deux noyaux) comme homologuable à un hyphe ascogène.

Harper (9) a décrit plus récemment un nouvel exemple d'hologamie dans *Phyllactinia Corylea*. Dans cette espèce, le périthèce se forme comme dans l'*Erysiphe communis* et de la manière suivante: l'ex-

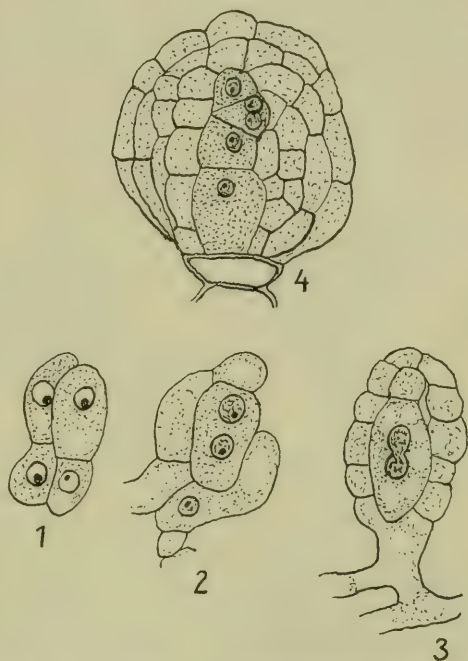


Fig. 54. Hologamie dans *Sphaerotheca Humuli*. 1 Anthéridie et oogone accolés. 2 L'anthéridie a déversé son noyau dans l'oogone qui renferme les 2 noyaux sexuels. 3 Fusion des noyaux sexuels dans l'oogone. 4 L'oogone a formé un ascogone à 4 cellules dont l'avant dernière binucléée est destinée à produire l'asque (d'après Blackman et Fraser).

trémité d'un rameau du mycélium se renfle et se délimite par une cloison basilaire en une cellule uninucléée qui devient l'oogone. L'extrémité d'un autre rameau situé au voisinage se délimite à son tour en une cellule à un seul noyau, plus petite que l'oogone, qui représente l'anthéridie (fig. 55). L'oogone et l'anthéridie s'accolent l'un à l'autre, s'enlacent, puis se soudent par leur extrémité. La cloison mitoyenne qui les sépare à cet endroit ne tarde pas à se résorber

et le contenu de l'anthéridie passe dans l'oogone. Là les deux cytoplasmes et les deux noyaux se confondent, puis l'œuf une fois formé s'allonge et subit une série de cloisonnements transversaux qui délimitent trois ou cinq cellules. Ordinairement une seule de ces cellules contribue à la formation de l'asque: c'est généralement l'avant-dernière. Celle-ci produit par bourgeonnement sur toute sa surface une série d'hyphes ascogènes dont les extrémités se renflent et fournissent des asques.

B. Mérogamie. — La formation des apothécies de Lichens a fait l'objet d'une série de recherches qui ont eu pour résultat de ressusciter la vieille théorie de Stahl et de faire considérer ces appareils de fructification comme dérivés d'une fécondation rappelant

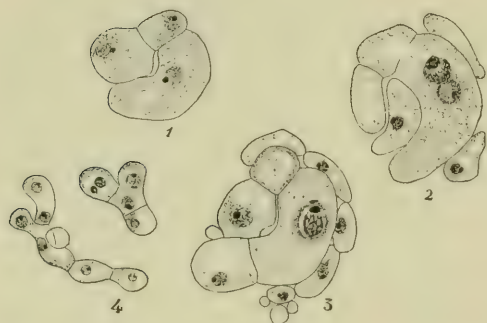


Fig. 55. Hologamie dans *Phyllactinia Corylea*. 1 Anthéridie et oogone accolés. 2 L'anthéridie a déversé son noyau dans l'oogone. 3 Début du développement du périthèce. 4 Filaments ascogènes: Les cellules binucléées sont destinées à se transformer en asques après fusion des deux noyaux (d'après Harper).



Fig. 56. Mérogamie dans *Collema crispum*. Oogone enroulé en spirale, formé de plusieurs cellules uninucléées et surmonté du trichogyne constitué également d'une file de cellules uninucléées. La dernière cellule du trichogyne est entourée de spermaties (d'après Baur).

celle des Floridées. L'existence d'une reproduction sexuelle analogue chez les Laboulbéniciacées rend cette opinion vraisemblable.

Baur (1), reprenant les observations de Stahl sur le *Collema crispum* constate, dans plusieurs cas, la copulation des spermaties avec le trichogyne: le trichogyne comprend une longue file de cellules à un noyau, l'oogone est lui-même composé de cellules uninucléées (fig. 56). Les cloisons transversales des cellules du trichogyne et de l'oogone sont incomplètes et Baur admet que c'est par ces ouvertures que le noyau de la spermatie traverse le trichogyne pour pénétrer dans l'oogone. Il admet que la fusion du noyau mâle et du noyau femelle

s'effectue dans la première cellule de l'oogone. Les cellules suivantes seraient des cellules auxiliaires, analogues à celles des Floridées. Le noyau de l'œuf fécondé se diviserait et passerait dans chaque cellule auxiliaire, car toutes les cellules de l'oogone contribuent à la formation des hyphes ascogènes.

Baur (2, 3 et 4) et a plus récemment étendu ses recherches à d'autres Lichens tels que *Parmelia acetabulum*, *Anaptycha ciliaris* *Pertusaria communis* et *Pyrenula nitida*.

Darbishire arrive, de son côté, à des résultats favorables à l'existence d'une fécondation à l'origine des apothécies dans *Physcia pulverulenta*. Dans cette espèce, l'archicarpe présente à sa partie inférieure, l'oogone qui comprend plusieurs cellules spiralées et uninucléées et qui est situé à l'intérieur du thalle à égale distance des deux faces externes. L'oogone est surmonté d'une sorte de filament qui traverse le thalle, au-dessus de la partie supérieure duquel il fait saillie et qui représente le trichogyne. Le processus intime de la fécondation n'a pas pu être observé par suite de la petitesse des éléments. L'oogone, une fois fécondé, les cellules grandissent, puis forment les hyphes ascogènes d'où naissent les asques.

Fünfstück tout en étant favorable à l'origine sexuelle des apothécies se montre plus réservé que Baur et Darbishire il reconnaît qu'on ne possède aucune preuve précise de l'existence d'un acte sexuel chez les Lichens.

Plus récemment, Bachmann a pu suivre la fécondation dans *Collema pulposum*: Dans cette espèce, la cellule terminale très allongée du trichogyne se met en rapport avec les spermaties; celles-ci sont attirées par le trichogyne, se fusionnent avec lui, puis il y a dissolution de parois des cellules du trichogyne. Mais l'auteur n'a fait aucune étude cytologique.

Les phénomènes de la fécondation de Laboulbéniciées sont encore peu connus. Toutefois, il semble résulter des belles recherches de Thaxter que cette fécondation se rattache à la mérogamie.

L'étude cytologique des Laboulbéniciées, qui n'avait pas encore été entreprise, a été l'objet, dans ces dernières années, d'une série de recherches de Faull (2 et 3).

Les anthéridies ont été observées dans un certain nombre de formes. Dans les genres *Zodiomyces* et *Rhyncophoromyces*, les anthéridies sont comme on le sait exogènes. Elles offrent un seul noyau. Les spermaties sont formées aux dépens de courtes branches latérales de l'anthéridie: elles sont uninucléées. Au moment de la formation d'une spermatie, le noyau anthéridial semble subir une division et l'un des noyaux-fils qui en résultent passe dans la spermatie, tandis que l'autre reste dans la cellule-mère et le phénomène se répète à chaque formation de spermaties. Les spermaties sont donc toujours

uninucléées. Dans les genres *Stigmatomyces*, *Dioichomyces*, *Amorphomyces* et *Laboulbenia*, les anthéridies sont endogènes et simples. Elles renferment un unique noyau. Lors de la formation d'une spermatie, le noyau se divise par mitose. A la télophase, le noyau-fils qui occupe l'extrémité supérieure est projeté par le fuseau achromatique à l'orifice de l'anthéridie pour former une spermatie. Le phénomène se répète à chaque formation des spermaties. Les spermaties renferment un noyau relativement grand et très peu de cytoplasme; elles ne semblent recouvertes que par une mince membrane cytoplasmique.

Enfin Faull a observé dans les anthéridies endogènes composées des genres *Dichomyces*, *Dimorphomyces* et *Enarthromyces* des phénomènes identiques.

La formation de l'oogone a été suivie dans les genres *Diachomyces*, *Amorphomyces*, *Stigmatomyces* et *Laboulbenia*. Partout, l'oogone apparaît à son origine comme un simple rameau formé d'une cellule uninucléée. Cette cellule se divise ensuite en trois cellules: l'oosphère, le trichophore et le trichogyne. Ces trois cellules sont uninucléées. Le trichogyne est parfois pluricellulaire (*Laboulbenia*). Le trichogyne se flétrit et le trichophore commence à dégénérer à la fin du développement de l'oosphère.

L'auteur a vu souvent des spermaties accolées au trichogyne, mais il n'a pas été assez heureux pour pouvoir constater la pénétration des spermaties dans le trichogyne et la fécondation. La suite du développement n'a pas été observée, mais Faull a pu constater que l'oosphère et les cellules ascogènes sont pourvues de deux noyaux. Il n'a pas vu de fusion nucléaire.¹⁾

Nous ne possédons donc encore aucun renseignement précis sur les phénomènes intimes de la fécondation des Laboulbéniciées.

C. Gamétangie. — Le premier exemple de gamétangie a été décrit par Harper (7) dans *Pyronema confluens*. Dans ce Champignon, on observe au début des périthèces des couples de cellules qui sont des organes sexuels (fig. 57). Chacun est formé d'une grosse cellule, qui représente un organe femelle, et d'une petite cellule, plus mince et plus allongée qui est une anthéridie. Les deux cellules sexuelles renferment chacune un grand nombre de noyaux. Avant la fécondation, la cellule femelle se divise par une cloison transversale en deux cellules; la supérieure devient le trichogyne, dont le contenu ne tarde pas à dégénérer: l'inférieure, plus grande, représente l'oogone. Au moment de la fécondation, l'anthéridie

¹⁾ Signalons ici un intéressant travail de Chatton et Picard qui ont montré que dans une Laboulbéniciée, *Trenomys histophthorus*, parmi les spores de l'asque, 2 sont mâles et les 2 autres sont femelles. La séparation des sexes se produirait donc pendant les mitoses de réduction qui s'effectuent dans l'asque.

s'anastomose avec le trichogyne par son extrémité supérieure: son protoplasme et ses noyaux se déversent dans cette cellule dont le contenu s'est résorbé, puis la cloison qui sépare le trichogyne et l'oogone se résorbe et laisse passer le contenu de l'anthéridie dans l'oogone. L'œuf produit ensuite un grand nombre d'hyphes ascogènes dans lesquels s'introduisent les noyaux fécondés.

Cette reproduction rappelle donc beaucoup celle de *Albugo Bliti*. Pour l'existence d'un trichogyne, elle se rapproche en même temps de celle des Floridées, des Lichens et des Laboulbéniciées.

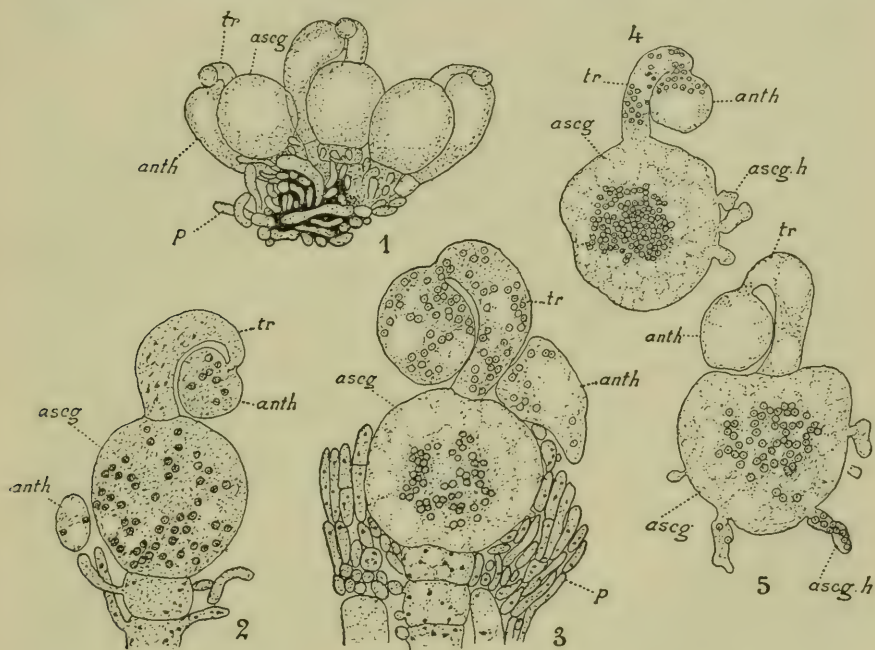


Fig. 57. Gamétangie dans *Pyronema confluens*. 1 Rosette formée par une série d'anthéridies (*anth*) et d'oogones (*aseg*) accouplés; (*tr*) trichogyne. 2 Oogone (*aseg*) dont le trichogyne (*tr*) est accolé à l'anthéridie (*anth*). Les noyaux du trichogyne dégénèrent. 3 Passage des noyaux de l'anthéridie dans le trichogyne. 4 La cloison qui sépare le trichogyne de l'oogone s'est résorbée. 5 Les noyaux de l'anthéridie contenus dans le trichogyne se sont introduits dans l'oogone où ils se sont fusionnés par paires avec ceux de l'oogone. L'oogone commence à former les hyphes ascogènes (*aseg.h*) dans lesquels s'introduiront les noyaux copulés (d'après Harper).

Barker (3) de son côté a décrit des phénomènes analogues dans *Monascus Barkeri*. Dans ce Champignon, les périthèces se forment de la manière suivante: La cellule terminale d'une branche latérale d'hyphse se transforme en anthéridie; immédiatement au-dessous d'elle, apparaît une branche latérale qui s'applique contre l'anthéridie et en se développant arrive à lui faire prendre une direction oblique. Peu

après, cette branche latérale se délimite par une cloison et constitue l'ascogone.

L'ascogone et l'anthéridie renferment chacun un nombre considérable de noyaux: une anastomose se produit bientôt entre l'anthéridie et l'ascogone et tout le contenu de l'anthéridie passe dans l'ascogone. Ce dernier se divise alors en deux cellules dont la terminale, à contenu hyalin représente un trichogyne, et dont la subterminale, à cytoplasme très dense, est l'ascogone ou cellule centrale. Les noyaux de l'anthéridie pénètrent toujours dans l'oogone avant la formation du trichogyne et Barker présume qu'il se produit dans la cellule centrale une fusion par paire des noyaux mâles et femelles comme dans *Pyronema*, mais, par suite de la petitesse des éléments, il n'a pu suivre le processus intime de cette fusion.

Ikeno (2) confirme dans le *Monascus purpureus* les résultats obtenus par Barker dans le *M. Barkeri*, relativement à la fécondation. Il a observé l'accolement de l'anthéridie et de l'ascogone et, bien qu'il ne soit pas parvenu à suivre le processus de la fusion de ces deux cellules, il admet néanmoins la fécondation. Ikeno décrit dans l'oogone encore jeune, de gros et de petits noyaux: les premiers résulteraient de la fusion des noyaux de l'anthéridie et de l'oogone. Dans les stades suivants, il figure une grande quantité de petits noyaux qui proviendraient de la bipartition des noyaux fécondés.

Olive (1), observe également dans *M. purpureus* la fusion de l'anthéridie et de l'ascogone, mais pour lui, le trichogyne correspond à l'oogone et la cellule centrale n'est qu'un réservoir nutritif dans lequel les hyphes ascogènes nés de l'oogone pénètrent et puisent leurs aliments.

Barker (4) a observé des phénomènes de fécondation de même ordre, dans le développement d'une Ascobolée du genre *Rhyparobius*. L'oogone est une petite cellule spiralée, et l'anthéridie une mince cellule nées aux dépens de cellules voisines. L'extrémité de l'anthéridie se met en contact avec la pointe de l'oogone et déverse son contenu dans cette dernière. L'anthéridie et l'oogone sont uninucléées, au moment de leur formation, mais deviennent multinucléées, avant la fécondation, par suite d'une série de divisions nucléaires successives. Barker admet qu'il y a fusion entre les noyaux de l'anthéridie et de l'oogone, bien qu'il n'ait pu le constater.

Miss Dale a observé une reproduction sexuelle du même type à l'origine du périthèce dans deux espèces de Gymnoascées: *G. Reesii* et *G. candidus*. Dans ces deux espèces, le périthèce provient de deux cellules multinucléées dont l'une s'enroule en spirale autour de l'autre; une communication s'établit entre les deux cellules et tout le contenu, cytoplasme et noyaux, de la cellule enroulée ou anthéridie passe

dans l'autre qui représente l'oogone, sans qu'il soit possible de démontrer l'existence de fusions nucléaires.

Claussen (1) confirme à son tour ces observations par l'étude d'une espèce nouvelle désignée par Hennings sous le nom de *Boudiera Claussenii* et considérée ensuite par Cavarra comme un *Ascodesmis*, correspondant probablement de l'*Asc. nigricans*.

Dans cette espèce, les anthéridies sont un peu plus minces que les oogones et renferment de 5 à 6 noyaux. Les ascogones sont plus épais et offrent deux cellules, une petite cellule terminale, à 2 noyaux, qui correspond au trichogyne, et une cellule plus grosse, renfermant de 5 à 6 noyaux, et représentant l'oogone. Les anthéridies et les ascogones se rapprochent les uns des autres et forment une série de couples constitués chacun par une anthéridie et un ascogone qui s'enroulent en spirale l'un sur l'autre. Quand les deux branches sexuelles se sont complètement développées, on constate la production d'une perforation au point de contact des extrémités du trichogyne et l'anthéridie. Les noyaux de l'anthéridie s'introduisent avec le cytoplasme par cette ouverture dans la cellule du trichogyne (dont les noyaux ont antérieurement dégénérés), puis après perforation de la membrane du trichogyne, ils se déversent dans l'oogone où ils se fusionnent avec les noyaux femelles. Claussen a pu constater dans l'oogone fécondée de nombreux noyaux accolés par paire.

Westling a observé récemment le développement du périthèce d'un Ascomycète nouveau qu'il a découvert et auquel il donne le nom de *Byssochlamys nivea*. L'anthéridie résulte du gonflement de l'extrémité d'un hyphé: c'est une cellule arrondie, multinucléée. L'oogone est un hyphé enroulé en spirale autour de l'anthéridie et qui est formé de courtes cellules multinucléées. L'auteur pense qu'une fécondation se produit entre l'anthéridie et l'oogone, bien qu'il n'ait pu la constater. Cependant, comme l'anthéridie peut faire défaut, il admet que la fécondation n'est pas indispensable.

D. Parthénogamie. — Fraser (1) a observé dans *Lachnea stercorea* un cas de parthénogamie. Dans cette espèce, on constate un oogone plurinucléé surmonté d'un trichogyne qui comprend 4 à 6 cellules. L'anthéridie est également plurinucléée et se fusionne avec le trichogyne, mais les noyaux de l'anthéridie ne pénètrent pas dans l'oogone. Il ne se produit pas de fécondation: celle-ci est remplacée par une fusion par paire des noyaux femelles renfermés dans l'oogone. Cette fusion nucléaire représente donc une parthénogamie venue se substituer à la copulation primitive.

Fraser et Chambers ont constaté les mêmes phénomènes dans *Aspergillus herbariorum*. L'anthéridie est multinucléée. L'oogone est surmontée d'un trichogyne uninucléé et renferme plusieurs noyaux.

L'antheridie a perdu toute fonction et on observe dans l'oogone une fusion par paire des noyaux femelles.

Un autre exemple de parthénogamie a été observé par Blackman et Fraser (3) dans *Humaria granulata* (fig. 58). Ici, il n'existe plus d'antheridie. La branche femelle renferme un nombre variable de cellules: celle qui occupe l'extrémité supérieure grossit plus que les autres et donne naissance aux hyphes ascogènes: elle représente donc l'oogone. Dans l'oogone, qui est toujours multinucléée, les auteurs ont observé une fusion par paire des noyaux femelles, c'est à dire une parthénogamie remplaçant la fécondation rendue impossible par l'absence d'antheridies.

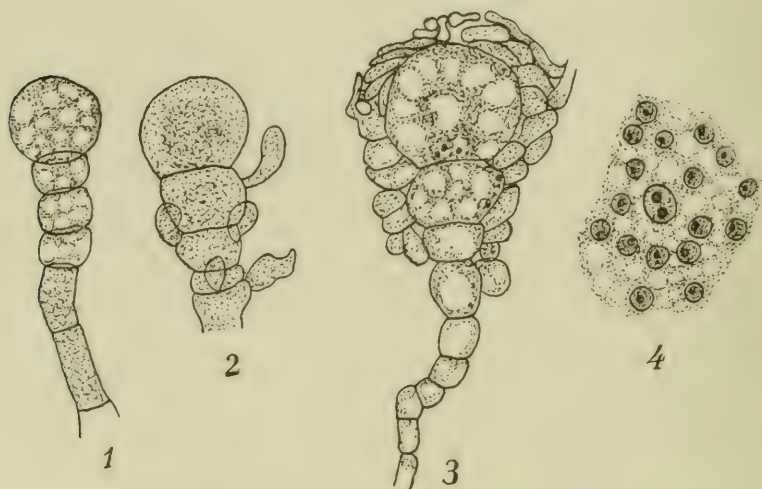


Fig. 58. Parthénogamie dans *Humaria granulata*. 1 Branche femelle surmontée de l'oogone. 2 Formation des hyphes recouvrants aux dépens des cellules de la branche femelle situées au dessous de l'oogone. 3 Oogone entouré des hyphes de recouvrement. 4 Portion de l'oogone montrant la fusion par paire des noyaux femelles (d'après Blackman et Fraser).

D'autres exemples de même ordre sont signalés par Cutting dans l'*Ascophanus carneus*, et par Miss Dale dans l'*Asp. repens*.

Dans l'*Asc. carneus*, l'antheridie fait toujours défaut. L'oogone présente un trichogyne et un oogone proprement dit. L'oogone renferme plusieurs noyaux qui se fusionnent par paire et, la parthénogamie opérée, l'oogone donne naissance aux hyphes ascogènes (fig. 59).

Dans l'*Asp. repens*, Miss Dale (2) observe une antheridie et un oogone multinucléées, mais l'antheridie manque souvent et le développement de l'oogone ne s'effectue pas moins. L'auteur admet que la fécondation ne se produit plus et qu'elle se trouve remplacée par une fusion par paire des noyaux de l'oogone.

E. Pseudogamie. — Fraser (4) a observé une régression encore plus avancée de la sexualité dans *Humaria rutilans*. Ici les cellules qui servent de point de départ aux hyphes ascogènes ne se distinguent pas des autres cellules mycéliennes (fig. 60). Il n'y a donc absolument pas d'organes sexuels différenciés, mais on constate dans les cellules destinées à former le périthèce de nombreuses fusions nucléaires. Ces fusions s'effectuent généralement entre deux noyaux d'une même cellule multinucléée, mais peuvent s'opérer occasionnellement aussi entre un des noyaux de la cellule qui fournit le périthèce et un noyau provenant d'une cellule voisine ayant émigré dans la première par un pore de la membrane.

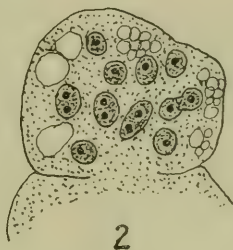
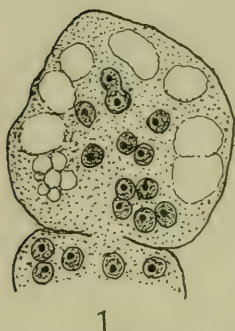


Fig. 59. Parthénogamie dans *Ascophanus carneus*. Fusion des noyaux femelles par paires dans l'oögone (d'après Cutting).



Fig. 60. Pseudogamie dans *Humaria rutilans*. Fusion nucléaire dans les hyphes végétatifs destinés à former le périthèce (d'après Fraser).

Plus récemment Blackman et Welsford observent un autre cas de pseudogamie dans *Polystigma rubrum*. Dans cette espèce, il y a de l'origine du périthèce des ascogones et des spermogonies. La fécondation serait donc du type des Lichens, mais elle a perdu sa fonction. Les ascogones dégénèrent sans produire d'hyphes ascogènes. Les spermogonies ont aussi perdu leur fonction: quelques unes montrent des signes de dégénérescence nucléaire alors qu'elles sont encore dans les spermogonies. Les hyphes ascogènes naissent près des ascogones aux dépens des hyphes végétatifs. Les auteurs croient avoir observé une fusion nucléaire (pseudogamie) dans les hyphes végétatifs qui produisent les hyphes ascogènes.

De même, Carruthers dans *Helvella crispa* montre qu'il n'y a pas d'organes sexuels, mais qu'il y a fusion des noyaux par paires dans les hyphes destinés à produire les hyphes ascogènes.

II. La fusion nucléaire à l'origine de l'asque.

Quelle que soit l'origine du périthèce, qu'il se constitue aux dépens d'un œuf résultant d'hologamie, de mérogamie ou de gamétangie ou qu'il naisse par parthénogamie ou pseudogamie, les jeunes asques sont toujours le siège d'une fusion nucléaire. Ce phénomène, que nous avons déjà décrit dans les asques d'Exoascées, est constant chez les Ascomycètes supérieurs: il a été retrouvé par Dangeard même dans les espèces telles que *Gymnoascus* et *Monascus*, dans lesquels y il avait passé inaperçu à certains auteurs (Miss Dale Barker, Ikeno et Olive). Il a été constaté dans un nombre considérable d'espèces, non seulement par Dangeard, mais par tous les auteurs qui se sont occupés de la question de la sexualité des Ascomycètes.

De la sorte, dans toutes les espèces dans lesquels le périthèce dérive d'un œuf fécondé, on constate deux fusions nucléaires, l'une qui se produit dans l'œuf résultant de la copulation de l'oogone et de l'anthéridie et l'autre qui s'opère dans l'asque. Juel et Vuillemin (3) ont désigné la première sous le nom de *fusion Harpérienne* et réservent à la seconde celui de *fusion Dangeardienne*.

Le moment est venu de résumer les connaissances ac-

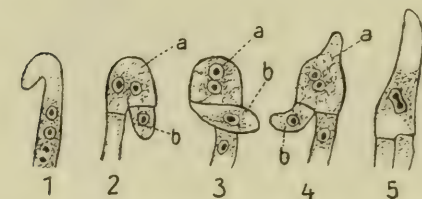


Fig. 61. Formation de l'asque dans *Pustularia vesiculosa*. 1 Extrémité d'hyphes ascogène avec, au dessus, 2 noyaux au repos et, au dessous, un noyau en mitose. 2, 3 et 4 Crochets avec une cellule bombée binucléée (a) destinée à former l'asque. 5 Les deux noyaux de la cellule binucléée se fusionnent pendant que cette dernière s'allonge en vue de sa transformation en asque (d'après Dangeard).

quises dans ces dernières années sur le mode de formation des asques et la fusion Dangeardienne.

A. Divers modes de la fusion Dangeardienne. — On sait que c'est à Dangeard que l'on doit la découverte de cette fusion nucléaire. L'éminent botaniste l'a décrite pour la première fois dans *Pustularia vesiculosa* et dans un certain nombre d'autres espèces en 1894.

Dans *P. vesiculosa*, et quelques autres espèces, Dangeard (2), a montré que l'asque se forme aux dépens de l'extrémité d'hyphes ascogènes recourbés en sortes de crochets (fig. 61). La cellule terminale d'un hyphes ascogène pourvue d'un unique noyau se recourbe en crochet. Le noyau subit deux mitoses successives qui fournissent à la cellule quatre noyaux. Deux cloisons se forment alors, l'une sépare la partie bombée (a) du crochet de sa pointe (b), l'autre la limite de son pédicelle. La cellule qui occupe la pointe du crochet, de même que

Le pédoncule ne renferme qu'un seul noyau, tandis que la cellule de la partie bombée (a) se trouve pourvue de deux noyaux, et représente la cellule-mère de l'asque. Ces deux noyaux ne tardent pas à se fusionner en un seul gros noyau, qui devient le noyau de l'asque. La cellule s'allonge, beaucoup, prend la forme d'un très gros tube cylindrique et se transforme bientôt en asque. Ce processus est commun à la plupart des Ascomycètes. Il a été trouvé dans la plupart des cas où la fusion Harpérienne a été décrite, notamment dans *Pyronema confluens* (Harper), *Ascodesmis nigricans* (Claussen), *Byssosclamyx nivea* (Westling), *Humaria granulata* (Blackman et Fraser) etc. et dans les Lichens (Baur, Nienburg).

Mais la formation de l'asque ne s'effectue pas toujours de cette manière. Nous avons vu que Harper a montré que dans *Sphaerotheca Humuli*, l'asque résulte de la transformation d'une des cellules de l'ascogone qui renferme deux noyaux : Cette cellule fusionne ses noyaux, grossit aux dépens des autres et se transforme en asque. Blackman et Fraser la considère comme l'homologue d'un hyphe ascogène. Mais il s'agit là d'un type de très spéciale formation de l'asque.

Un autre processus a été décrit par nous (12) dans *Peziza Catinus* et plus tard par Harper (9) dans *Phyllactinia Corylea*. Ici les hyphes ascogènes se terminent par deux cellules. L'une terminale renferme un seul noyau, la seconde en contient deux : celle-ci forme bientôt latéralement un petit diverticule dans lequel s'introduisent les deux noyaux et aux dépens duquel se formera l'asque après fusion des deux noyaux (fig. 55 et 62).



Fig. 62. Formation de l'asque dans *Peziza Catinus* (d'après Guilliermond).

Enfin un autre processus a été observé par Maire (4) dans *Galactinia succosa* et *Acetabula acetabulum* et retrouvé par nous (12) dans *G. succosa*, *Peziza leucomelas*, puis par Faull (1) et Dangeard (10) dans plusieurs autres espèces. Dans ces espèces, les hyphes ascogènes se terminent par une file de deux ou d'un plus grand nombre (jusqu'à 4) de cellules binucléées. La cellule terminale fusionne ses noyaux et se développe en asque. Les auteurs n'ont pas constaté comment se forment ces cellules binucléées (fig. 63).

Maire a retrouvé, à l'état d'anomalie, dans *Pust. vesiculosa*, où les asques se forment normalement suivant le processus décrit par Dangeard (aux dépens de crochets), un mode particulier qui représente

une combinaison de ce dernier processus avec celui observé dans *Galactinia succosa*: les filaments ascogènes forment un crochet, mais la cellule binucléée de ce dernier, au lieu de se développer en asque, s'allonge et donne naissance par plusieurs divisions conjuguées du noyau à une file de cellules binucléées dont la dernière formera l'asque.

Tout récemment Mac Cubbin, Brown et surtout Claussen (4) ont observé d'une manière détaillée la formation de l'asque dans un certain nombre d'espèces. Claussen a montré que les asques de *Pyronema confluens* naissent toujours, comme Harper l'avait vu, au moyen de crochets, suivant le mode décrit par Dangeard. Les deux noyaux qui se trouvent dans la partie bombée du crochet peuvent se fusionner

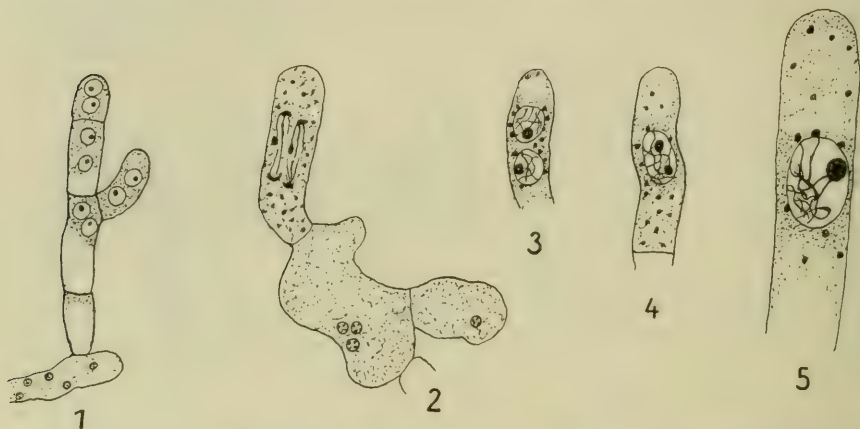
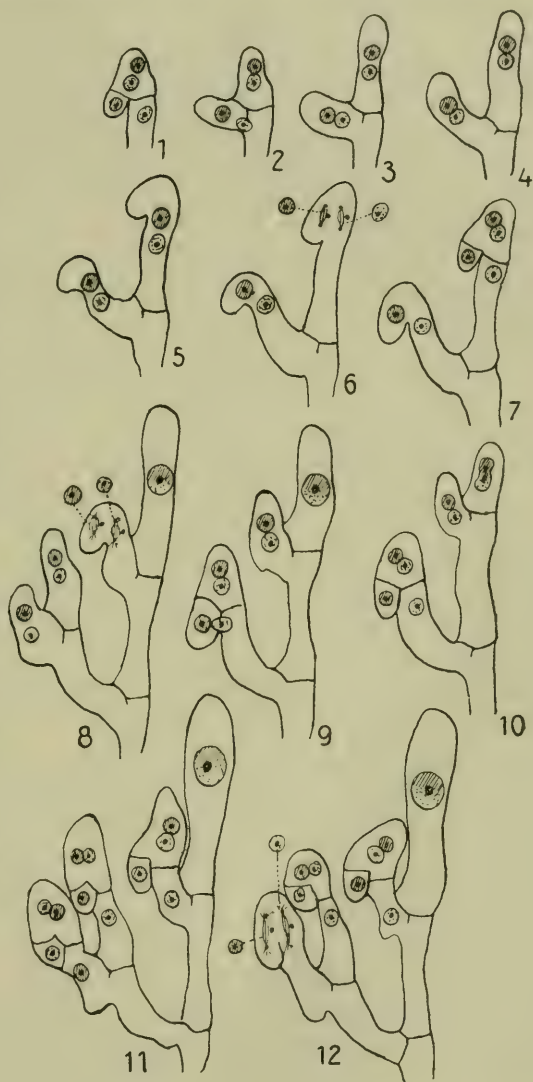


Fig. 63. Formation de l'asque dans *Galactinia succosa*. 1 Extrémité d'hyphe ascogène constituée par une file de 3 cellules binucléées dont la plus inférieure a formé un rameau latéral également binucléé. 2 Un hyphe ascogène dont la cellule terminale possède 2 noyaux en voie de mitose conjuguée. 3 Jeune asque formé aux dépens de la dernière cellule binucléée d'un hyphe ascogène: autour des 2 noyaux, on aperçoit de nombreux grains basophiles. 4 Stade ultérieur: les deux noyaux se sont fusionnés. 5 Asque à un stade ultérieur (d'après Maire).

immédiatement et la cellule se développer en asque. Mais le plus souvent le phénomène est plus compliqué et les deux noyaux, au lieu de se fusionner, se divisent par mitose conjuguée pendant qu'un nouveau crochet se forme sur le premier; le phénomène peut se répéter ainsi plusieurs fois avant la formation de l'asque (fig. 64). Enfin, Claussen a constaté que souvent la pointe du crochet s'anastomose avec le pédoncule. La paroi qui sépare les deux cellules se perfore et tantôt le noyau du pédoncule s'introduit dans la pointe, tantôt le noyau de la pointe pénètre dans le pédoncule, le premier cas étant de beaucoup le plus fréquent. Les deux noyaux qui se trouvent ainsi réunis dans la pointe ou dans le pédoncule subissent bientôt une mitose et la cellule qui les contient forme un nouveau crochet. Les phénomènes peuvent être très compliqués comme l'indiquent les schémas de la figure 64.

Mac Cubbin et Brown (3) ont observé des phénomènes analogues le premier dans *Helvella elastica*, le second dans *Leotia lubrica* et *chlorocephala* et dans *Lachnea scutellata*. Dans ces espèces, chaque hyphe

Fig. 64. Formation de l'asque dans *Pyronema confluens*. 1 Premier crochet développé à l'extrémité d'un hyphe ascogène. 2 à 4 Anastomose produite entre la pointe et le pédoncule du crochet et passage du noyau du pédoncule dans la pointe. 5 à 7 Formation de nouveaux crochets aux dépens des 2 cellules binucléées formées précédemment. 8 La cellule bombée du crochet supérieur a fusionné son noyau et formé une cellule-mère d'asque; la pointe et le pédoncule de ce même crochet se sont anastomosés et le contenu du pédoncule a passé dans la pointe où les 2 noyaux se divisent par mitose conjuguée. La cellule bombée du crochet inférieure offre encore 2 noyaux. La pointe et le pédoncule de ce crochet se sont anastomosés et le noyau du pédoncule s'est introduit dans la pointe. 10 Autres exemples analogues de formation de crochets successifs. Les noyaux mâles et femelles ont été représentés différemment: les uns ont été ponctués et les autres rayés (d'après Claussen).



ascogène forme aussi une série de crochets qui peuvent se répéter jusqu'à 6 et, dans chaque crochet, il peut se produire une anastomose entre la cellule de la pointe et celle du pédoncule, aboutissant à la formation d'un nouveau crochet.

Nous verrons plus loin l'interprétation qui a été donnée par Claussen à ces anastomoses produites entre la cellule de la pointe et celle du pédoncule des crochets.

Quelle signification doit on donc attribuer à cette seconde fusion ou fusion Dangeardienne? C'est là depuis une quinzaine d'années une des questions les plus controversées de la cytologie des Champignons et qui en dépit de nombre considérable de travaux entrepris sur la question n'a pas encore trouvée sa solution définitive.

Jusqu'à ces dernières années, deux théories sont restées en présence: celle de Dangeard et celle de Harper. Tout récemment une autre interprétation qui concilierait les deux opinions adverses a été formulée par Claussen.

Nous examinerons ici les théories de Dangeard et de Harper, en réservant l'exposition de celle de Claussen pour le moment où nous parlerons de l'évolution nucléaire des Ascomycètes.

B. Théorie de Dangeard. — Dangeard (2) admet depuis 1894 que la fusion nucléaire qu'il a découverte dans l'asque représente la seule fécondation des Ascomycètes et il s'efforce depuis de nier formellement l'existence de la fusion par Harpérienne.

En reprenant l'étude de *Sphaerotheca Humuli*, il (4) a montré depuis longtemps que les organes sexuels décrits par Harper existent effectivement, mais que l'anthéridie dégénère sur place, sans avoir déversé son contenu dans l'oogone. Aussi considère-t-il ces organes comme les vestiges d'une reproduction sexuelle ancestrale qui aurait été remplacée par la karyogamie de la cellule-mère de l'asque: ce phénomène représenterait la véritable fécondation qui se serait substituée à la fécondation ancestrale.

La karyogamie de l'asque présenterait donc tous les caractères d'une sexualité et dans ces dernières années Dangeard a trouvé un appui à sa théorie dans les récents travaux sur l'autogamie des Protozoaires. Selon lui d'ailleurs, la fusion protoplasmique serait devenue inutile par suite des nombreuses anastomoses que les Ascomycètes peuvent contracter à tous les stades de leur développement. La cellule-mère de l'asque aurait donc la valeur d'un œuf et la réduction s'opérerait au cours des mitoses successives de l'asque, c'est-à-dire à la germination de l'œuf. Dangeard admet que les modes spéciaux de formation des asques aux dépens des hyphes ascogènes (formation de crochets ou de chaînes de cellules binucléées) ont pour but de réunir dans l'asque des noyaux d'origine différente. Dans le mode de formation aux dépens de crochets, le plus fréquent, les deux noyaux qui se fusionnent sont en effet séparés par une génération: ils sont cousins-germains et cela suffit, d'après Dangeard, à assurer l'amphimixie. Il en est de même lorsque les asques résultent de la

cellule terminale d'un hyphe formé de plusieurs cellules binucléées: ici les noyaux peuvent même être séparés par plusieurs générations.

Malgré le nombre considérable de travaux parus dans ces dernières années en faveur de l'existence de la fécondation Harpérienne, Dangeard ne s'est pas déclaré vaincu et n'a cessé de s'élever avec vigueur contre la théorie de Harper et de ses partisans dans une série de notes. Il a publié en 1907 un important mémoire (10) dans lequel il décrit la sexualité d'un nombre considérable d'espèces et où il maintient énergiquement ses premières conclusions.

En reprenant l'étude du *Monascus Barkeri* et du *M. purpureus*, Dangeard montre qu'il s'établit bien une anastomose entre l'anthéridie et l'ascogone, mais que les noyaux de l'anthéridie dégénèrent sur place ainsi que ceux de trichogyne, sans qu'il y ait jamais mélange entre le contenu de l'anthéridie et celui de l'oogone. La dégénérescence du contenu de l'anthéridie commence d'ailleurs avant que la communication soit établie entre l'anthéridie et l'ascogone et celle-ci ne se produit que lorsque la séparation de l'oogone et du trichogyne est déjà effectuée.

Dangeard montre en outre que le développement ultérieur de l'ascogone s'effectue d'une manière très différente de celle qui a été indiquée par Barker et Ikeno qui n'avaient pas constaté de fusion nucléaire à l'origine de l'asque. L'ascogone se cloisonne en 2 ou 4 cellules renfermant chacune deux noyaux. Celles-ci produisent des hyphes ascogènes formés de files de cellules binucléées. Chacune de ces cellules fusionnent leurs noyaux et se transforment en asque. C'est donc cette karyogamie qui constitue la véritable fécondation.

Dangeard a repris également les observations de Harper sur le *Pyronema confluens*. Il constate que l'anthéridie communique bien avec le trichogyne, mais le cytoplasme et les noyaux de ces deux cellules dégénèrent sans avoir pénétré dans l'oogone: seulement, il existe dans la paroi qui sépare le trichogyne et l'oogone une ouverture analogue à celle qu'on observe dans beaucoup de Champignons et qui a fait admettre à Harper qu'il se produit une fusion entre l'anthéridie et l'oogone par l'intermédiaire du trichogyne (fig. 65).

De même dans l'*Ascodesmis nigricans*, dans lequel Claussen décrit une copulation, Dangeard constate des phénomènes analogues. Il observe à l'origine du périthèce deux filaments enroulés en spirale l'un sur l'autre: l'un de ces filaments présente un contenu clair; c'est l'anthéridie; l'autre renferme un protoplasme dense et représente l'ascogone. Ce dernier se différencie en deux cellules, le trichogyne et l'oogone, mais ici l'anthéridie et le trichogyne dégénèrent sans avoir même contracté aucune anastomose.

Dans l'*Erysiphe communis* où Harper décrit une copulation, de même que dans d'autres espèces du même genre (*E. Chichoracearum* et

Martii), Dangeard constate la présence de deux rameaux presque semblables dont l'un cependant, un peu plus petit, représente l'anthéridie, tandis que l'autre est l'ascogone. L'ascogone s'enroule en **S** et se délimite par une cloison basilaire en oogone et pédicelle. L'anthéridie s'isole également par une cloison basilaire en anthéridie proprement dite et pédicelle. L'ascogone augmente de volume, et le pédicelle forme des hyphes recouvrants. Aucune perforation ne s'établit entre l'anthéridie et l'ascogone et le noyau de l'anthéridie persiste même



Fig. 65. Développement parthénogénétique de l'oogone dans *Pyronema confluens*.
1 et 2 Dégénérescence des noyaux de l'anthéridie et du trichogyne
(d'après Dangeard).

après que le périthèce s'est recouvert d'une assise de cellules. La dégénérescence est donc très tardive et il ne peut exister de fécondation. Cependant l'ascogone renferme souvent deux noyaux, l'un gros et l'autre plus petit qui résultent de la division du noyau primitif; le plus gros est sans doute un noyau qui se prépare à se diviser. L'ascogone se divise en plusieurs cellules à 2 ou 4 noyaux dont l'avant dernière, qui est toujours binucléée, donnent naissance aux hyphes ascogènes. L'extrémité de ces hyphes est formée de cellules à 2 noyaux qui se transforment en asques après fusion des 2 noyaux.

Dans *Ascobolus furfuraceus*, Dangeard observe un ascogone plurinucléé qui se recourbe en arc, et dont l'extrémité peut s'enrouler en un tour complet. Il n'y a pas d'anthéridie, mais deux filaments apparaissent aux dépens du rameau qui donne l'ascogone: ce sont de simples filaments recouvrants. L'ascogone donne 8 à 12 articles à 8 ou 20 noyaux. Les hyphes ascogènes se forment aux dépens de l'un des articles du sommet de l'ascogone, par le mode du crochet. Dangeard retrouve des phénomènes analogues dans *Asc. glaber* et *mirabilis*.

De même, dans *Rhynparobius brunneus* et *Cookei*, il n'y a pas de fécondation, contrairement à l'opinion de Barker. L'ascogone est un rameau contourné qui se segmente en un petit nombre d'articles: ceux-ci donnent des hyphes qui semblent former les asques par le procédé du crochet. Il n'existe pas d'anthéridie.

Dans une série d'autres espèces, Dangeard constate des phénomènes analogues.

Tantôt l'anthéridie s'anastomose avec l'ascogone, mais aucune fusion ne se produit entre ces deux organes, car la communication s'effectue souvent après le cloisonnement de l'ascogone, et le contenu de l'anthéridie dégénère sur place: c'est le cas par exemple de *Penicillium vermiculatum*, *Sporormia intermedia*.

Tantôt l'anthéridie ne s'anastomose jamais à l'oogone et peut même former des rameaux recouvrants, (*Ctenomyces serratus*, *Eurotium herbariorum*, *Aphanoascus cinnabarinus*), tantôt enfin il n'y a aucune trace d'anthéridie: *Sterigm. nigra*, *Asper. flavus*, *Thelobolus stercoreus*, *Saccobolus violasceus*, *Choetomium spirale*, *Sordaria fimicola*, *Hypocopa merdaria*.

Dangeard ne conteste donc pas l'existence, dans beaucoup d'Ascomycètes, d'organes sexuels qui se développent au moment de la formation des périthèces. Mais ceux-ci ne seraient, selon lui, que des organes témoins d'une reproduction ancestrale aujourd'hui disparue. Ils ont cessé d'être fonctionnels et l'anthéridie que Dangeard désigne sous le nom de *trophogone* n'a plus qu'un rôle nutritif vis à vis de l'oogone. Les organes sexuels des Ascomycètes sont donc simplement des vestiges d'une reproduction ancestrale analogue à celle des Phycomycètes et aujourd'hui disparue. La reproduction a été reportée à un autre stade du développement, au moment de la formation des asques: elle s'effectue par un processus spécial consistant en une simple fusion nucléaire dans l'asque.

Bien que peu d'auteurs se soient rangés à l'idée de Dangeard, il n'est pas douteux qu'un assez grand nombre d'observations sont en faveur de sa théorie. C'est ainsi que Kuyper a montré que dans les *Monascus Barkeri* et *purpureus*, il n'y a jamais passage du contenu de l'anthéridie dans l'oogone. L'auteur admet l'interprétation de Dangeard et pense que la fécondation est reportée à l'origine de l'asque.

Ramlow a constaté que, dans le *Thelobolus stercoreus*, il n'existe aucune trace de processus sexuel à l'origine du périthèce. Il n'y a pas d'anthéridie et le périthèce naît aux dépens d'un oogone sans copulation et sans qu'aucun acte sexuel ne vienne compenser la copulation. Les asques se forment cependant par le processus décrit par Dangeard et après fusion nucléaire.

D'autre part, Brown (1) décrit dans une race de *Pyronema confluens* des processus qui s'écartent notablement de ceux observés par Harper. Dans les anthéridies, il constate une dégénérescence des noyaux et

montre qu'il n'y a jamais passage de ces derniers dans le trichogyne. Dans l'oogone, il n'y a aucune fusion nucléaire comparable aux parthénogamies décrites par certains auteurs dans des Ascomycètes où la fusion entre l'anthéridie et l'oogone ne s'effectuent plus. La seule fusion nucléaire que l'on rencontre s'effectue entre les deux noyaux de l'asque.

Winge reprenant l'étude de *Sphaerotheca Humuli* confirme l'interprétation de Dangeard. Il montre que l'anthéridie ne déverse pas son contenu dans l'oogone (fig. 66). Seulement à un certain stade, l'oogone contient deux noyaux de dimensions différentes: l'un plus petit et l'autre plus gros, ce qui a pu induire en erreur Harper. Mais ces noyaux ne représentent pas, d'après

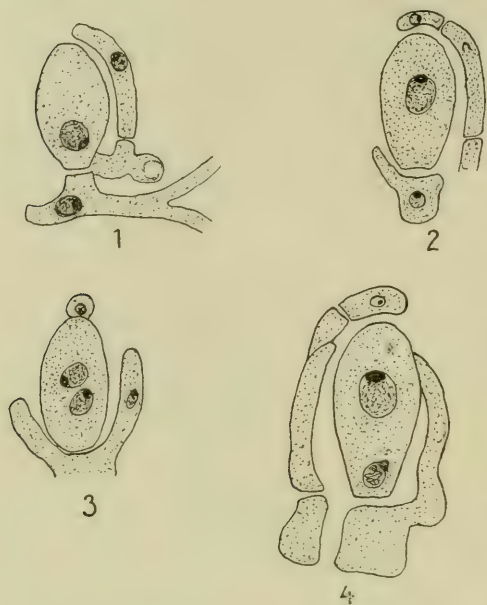


Fig. 66. Développement parthénogénétique de l'oogone dans *Sphaerotheca Humuli*. 1 Branche mâle et oogone accolés. 2 Formation de l'anthéridie aux dépens de la branche mâle. 3 Oogone à 2 noyaux résultant d'une division du noyau primitif. Au dessus se trouve l'anthéridie vue de face avec son noyau. Deux hyphes de recouvrement entoure l'oogone. 4 Oogone à 2 noyaux d'inégales dimensions; anthéridie avec son noyau et hyphes de recouvrement (d'après Winge).

l'auteur, un noyau mâle et un noyau femelle, mais résulteraient d'une première division du noyau de l'oogone, dont l'un des noyaux-fils aurait acquis un développement plus considérable. D'ailleurs ce qui prouve bien que le petit noyau n'est pas le noyau de l'anthéridie, c'est qu'à ce stade, l'anthéridie n'a généralement pas encore dégénérée et qu'il n'est pas rare de la rencontrer avec son noyau. Ce n'est qu'un peu plus tard que le noyau de l'anthéridie dégénère. L'oogone forme ensuite un ascogone à trois cellules dont la médiane renferme deux noyaux et devient l'asque après fusion de ces deux noyaux.

Mac Cubbin montre que dans *Helvella elastica*, il n'y a pas d'organes sexuels. Les hyphes ascogènes naissent directement du

stroma et on ne constate qu'une seule fusion nucléaire, celle qui se produit dans le jeune asque.

Brooks a découvert dans *Gnomonia erythrostoma* des organes sexuels analogues à ceux des Lichens. Les spermogonies sont semblables à celles des Urédinées. Les spermaties possèdent les caractères, cytologiques de gamètes mâles. Les ascogones sont pourvus d'un trichogyne et ont la forme de spirales. La fusion entre le trichogyne et les spermaties ne paraît pas se produire. Les asques se forment aux dépens de crochet suivant le mode normal et après fusion nucléaire. C'est la seule fusion qu'on constate dans le développement du Champignon.

Vallory constate aussi l'absence d'anthéridies dans *Choetomium Kunzeanum* et vérifie les vues de Dangeard. Il observe d'autre part dans l'ascogone de nombreux noyaux en forme d'haltère qu'il considère comme des noyaux en voie d'amitose. Ce sont ces figures nucléaires qui, selon lui, auraient été interprétées par certains auteurs comme des fusions nucléaires (parthénogamie).

Brown (3) admet, de son côté, qu'il n'y a pas de fusion Harpérienne dans *Lachnea scutellata*.

D'autre part, Faull (2) a observé, chez *Laboulb. Gyrinidarum* et surtout chez *Laboulbenia Chaetophora*, l'absence de fécondation à l'origine du périthèce. Dans ces deux espèces, les anthéridies font totalement défaut. L'auteur a réussi à suivre tout le développement de l'organe femelle dans *L. Chaetophora*.

Le trichophore et l'oosphère sont uninucléées. Le noyau de l'oosphère se divise bientôt et une cellule se forme qui est la cellule de support ou pédicelle. Le noyau du trichophore se divise alors: la membrane séparant le trichophore de l'oosphère se résorbe et l'un des noyaux-fils du trichophore revient à sa position initiale, tandis que l'autre reste à côté le noyau de l'oosphère. Une cloison réapparaît et sépare l'oosphère du trichogyne. Les deux noyaux de l'oosphère subissent alors une division et l'oosphère se divise en 2 cellules binucléées, une cellule supérieure stérile et un ascogone. La suite du développement de l'ascogone n'a pas été suivie. Les cellules ascogènes sont binucléées et leurs noyaux se divisent simultanément pour envoyer à chaque asque deux noyaux. Ceux-ci se fusionnent ensuite dans l'asque.

Faull considère la formation des cellules binucléées suivie de la fusion des noyaux dans les jeunes asques comme un processus de fécondation réduite, comme une sorte de parthénogamie.

Quelques auteurs se sont ralliés à l'opinion de Dangeard. C'est ainsi que Lindau et N. Bernard admettent la théorie de Dangeard, mais ils considèrent la fusion Dangeardienne non comme une fécondation, mais comme un phénomène d'apomixie, analogue à

celui qu'ont décrit Farmer, Moore et Digbly dans les Cryptogames vasculaires. Les Ascomycètes auraient perdu leur fécondation dont l'anthéridie et l'oogone seraient les seuls vestiges; les périthèces se développeraient parthenogénétiquement, mais la fécondation serait remplacée par une simple fusion nucléaire à l'origine de l'asque, ce serait en somme une parthénogamie.

A. Meyer (1) admet aussi l'opinion de Dangeard. Les organes sexuels du périthèce seraient, pour lui, les vestiges d'une reproduction ancestrale analogue à celle des Floridées. Les communications protoplasmiques dont les Ascomycètes sont abondamment pourvus et les anastomoses qu'ils peuvent contracter à tous les stades de leur développement, auraient rendues inutile la fusion cytoplasmique. Cela expliquerait que la reproduction sexuelle que leur ont légué leurs ancêtres, les Floridées, n'existe plus qu'à l'état de vestige et ait été remplacée par une simple fusion nucléaire.

C. Théorie de Harper. — Au contraire, la majorité des Botanistes s'est montrée plus favorable à la théorie de Harper et place la fécondation à l'origine du périthèce. Quant à la fusion Dangeardienne, elle est diversement interprétée par eux. Pour Masee, elle ne serait pas un phénomène sexuel, mais un simple phénomène végétatif analogue aux fusions nucléaires constatées dans diverses cellules végétatives. Elle se retrouverait à divers stades du développement des Champignons et ne serait pas caractéristique de l'asque.

Pour Wager (2) qui admet l'interprétation de Harper, la fusion Dangeardienne constitue une sorte de deuxième fécondation qui serait spéciale aux Ascomycètes: elle aurait pour but de donner au noyau de l'asque l'énergie nécessaire pour subir les bipartitions successives qui se produisent dans l'asque pour la formation des spores. Percy Groom, qui se range à cet avis, désigne cette seconde fécondation sous le nom de deutérogamie.

Harper (8) admet que la fusion Harpérienne et la fusion Dangeardienne sont toutes deux suivies d'une réduction numérique et quantitative de la chromatine et offrent par conséquent le caractère d'une fusion sexuelle. C'est également l'avis récemment formulé par Fraser, Fraser et Welsford, Fraser et Brooks et Carruthers. Harper admet que la fusion Dangeardienne est nécessitée par les caractères très spéciaux de l'asque.

L'asque, en effet, consiste à son début en une cellule très petite: celle-ci au cours de son développement subit une augmentation de volume considérable. Son noyau doit donc suivre ce mouvement et augmenter de volume lui aussi, pour être proportionné à la cellule. Le rôle de la fusion Dangeardienne serait dans simplement de rétablir l'équilibre entre le cytoplasme et le noyau en donnant à l'asque

un noyau renfermant deux fois plus de chromatine. Originellement, elle n'aurait pas eu de signification sexuelle, bien que se rapprochant par ses caractères de la fécondation, mais au cours de l'évolution, elle aurait pu favoriser la parthénogénèse et remplacer l'acte sexuel, comme dans les Exoascées et certains Ascomycètes apomixiques.

D. Essais de conciliation. — Plusieurs essais de conciliation entre les deux théories ont été tentés. Errera et Massart considèrent les Ascomycètes comme un groupe en voie d'évolution où la sexualité s'effectuant primitivement à l'origine du périthèce tendrait à disparaître à ce stade pour être reculée et remplacée à la naissance de l'asque par la fusion Dangeardienne. Il serait possible de trouver des types de transition tels que *Pyromena confluentis*, où les deux copulations existeraient simultanément dans le même individu: c'est ainsi s'expliqueraient les résultats divergents de Harper et Dangeard.

Pour Lotsy, la fusion Harpérienne donnerait un noyau diploïde réunissant sous sa membrane nucléaire, les chromosomes mâles et femelles. Dans la cellule terminale de l'hyphe ascogène, les éléments de chaque sexe s'isoleraient de nouveaux en des noyaux distincts. Chaque noyau redevient unisexué et se divise de nouveau: les 2 premières noyaux seraient d'un sexe, les 2 derniers de l'autre sexe. Parmi les noyaux contigus, la paire moyenne présente seule les éléments de sexes différents, susceptibles de se réunir de nouveau sous l'influence de l'affinité sexuelle et de recommencer la karyogamie. Il ne se forme pas de cloison entre eux et ils sont le siège de la fusion Dangeardienne qui reconstitue définitivement un noyau d'origine paternelle et un noyau d'origine maternelle dont les ascendants n'auraient été réunis au moment de la fécondation que par des liens fragiles.

III. Evolution nucléaire des Ascomycètes. Théorie de Claussen.

L'étude précise de l'évolution nucléaire des Ascomycètes pouvait seule permettre de résoudre la question. Malheureusement cette étude est rendue très délicate par la petitesse du noyau de la plupart des Ascomycètes et de la difficulté qu'il y a à observer les mitoses des cellules végétatives et à compter le nombre des chromosomes. La question n'est pas encore entièrement résolue et nous retrouverons ici encore les mêmes contradictions que pour l'interprétation de la sexualité.

A. Mitoses de réduction. — C'est à Maire (4) que l'on doit les premières recherches sur ce sujet. On a vu que cet auteur a montré que les deux noyaux qui se fusionnent dans l'asque résultent souvent d'une lignée de cellules binucléées. Aussi Maire compare

l'évolution nucléaire des Ascomycètes à celle des Autobasidiomycètes et des Urédinées et donne la même explication que pour ces derniers des phénomènes de karyogamie qui se produisent dans l'asque.

Il y aurait donc dans les Ascomycètes comme dans les Basidiomycètes deux tronçons, une diplophase représentée par des cellules binucléées et une haplophase représentée par des cellules uninucléées. Seulement, tandis que dans les Basidiomycètes, le tronçon binucléé occupe la plus grande partie du développement, il se trouve réduit dans les Ascomycètes à sa plus simple expression, puisqu'il n'est représenté que par une lignée de 2 ou 3 cellules binucléées. Bien qu'il ne se prononce pas d'une manière catégorique, Maire serait disposé à admettre les idées de Dangeard et à considérer les organes sexuels du début du périthèce comme les vestiges d'une reproduction sexuelle ancestrale. Seulement, contrairement à l'opinion de Dangeard, il admet que, s'il existe une sexualité dans les Ascomycètes, celle-ci ne correspond pas à la fusion nucléaire de l'asque, mais à l'origine des cellules binucléées que Maire n'a pas précisées. La fusion de l'asque correspondrait simplement au début de la réduction chromatique.

Maire (4) a été le premier à démontrer que la première mitose de l'asque est hétérotypique.

Il décrit dans *Galactinia succosa*, par exemple, une première mitose précédée d'un stade synapsis qui semble témoigner d'une réduction numérique des chromosomes. A la fin du synapsis, la chromatine détache du peloton pour constituer des protochromosomes, en nombre variable, qui d'après l'auteur, correspondent aux gamosomes de Strasburger. Ceux-ci se soudent en 4 chromosomes définitifs à la plaque équatoriale, puis subissent deux scissions longitudinales qui aboutissent à la séparation de 8 chromosomes-fils.

A la seconde mitose, 8 protochromosomes correspondant aux 8 chromosomes formés à chaque pôle à l'anaphase de la mitose précédente réapparaissent au début de la prophase; mais ils se soudent bientôt à la plaque équatoriale en 4 chromosomes; ceux-ci se dédoublent de nouveau à la métaphase et les 8 chromosomes qui en résultent se répartissent entre les 2 pôles pour y former deux plaques polaires de 4 chromosomes. Dans cette seconde mitose, le partage des chromosomes ne serait donc que l'achèvement du partage commencé à l'anaphase de la première mitose.

A la troisième mitose, les chromosomes apparaissent directement au nombre de 4 à la prophase et se divisent chacun de manière à fournir 4 chromosomes-fils à chaque pôle.

Maire considère ces mitoses comme comparables aux mitoses sexuelles des Phanérogames. La première mitose serait hétérotypique, la seconde homotypique et la troisième typique.

Dans *Pust. vesiculosa*, Maire constate le même nombre de chromosomes et observe les mêmes processus, sauf que la troisième mitose est une mitose intermédiaire entre la mitose typique et la mitose homotypique: elle est précédée de la formation de 8 protochromosomes. L'auteur observe des phénomènes analogues dans plusieurs autres Ascomycètes: *Morchella esculenta* et *Rhizisma acerinum*.

Les résultats que nous avons obtenu (10, 11 et 12) sur les mitoses des asques d'un certain nombre d'Ascomycètes, notamment dans *Humaria rutilans*, *Peziza Catinus* et *Pustularia vesiculosa*, sont nettement différents de ceux de Maire.

Dans les deux premières espèces, les chromosomes sont très gros et nous ont permis de suivre dans le détail les divers processus de ces mitoses. La prophase de la première mitose débute par des stades où le peloton chromatique semble subir une fissuration longitudinale qui disparaît ensuite. Bientôt, le peloton entre en synapsis.

Dans *H. rutilans*, le peloton se resoud ensuite en 16 chromosomes en forme de **V** à branches très courtes. Ces chromosomes se placent bientôt au milieu du fuseau achromatique et y forment la plaque équatoriale (fig. 67).

A la métaphase, les 16 chromosomes subissent une division longitudinale produisant bientôt des figures en losanges qui finissent par se couper par le milieu en deux **V**, qui se dirigent chacun vers un pôle.

A la prophase de la seconde mitose, les chromosomes en **V** réapparaissent et semblent achever le premier partage commencé avant le synapsis de la première mitose: leurs deux branches paraissent simplement se séparer pour donner deux chromosomes qui vont se placer chacun à un pôle.

La troisième mitose est difficile à suivre parce que les chromosomes sont très allongés et enchevêtrés les uns dans les autres. Néanmoins les chromosomes offrent la forme de **V** à branches très allongées et semblent se diviser longitudinalement. Le nombre des chromosomes reste de 16 au cours des trois mitoses successives.

Dans *P. Catinus*, on constate le même nombre de chromosomes et les mêmes processus, mais au début de la prophase, le peloton chromatique se tronconne en 16 chromosomes qui, au lieu de prendre l'aspect de **V** comme dans *H. rutilans*, apparaissent comme des boucles en forme de **8** ou en **O**. A la plaque équatoriale, les branches de ces boucles se séparent à l'une de leur extrémité, ce qui donnent des chromosomes en **V** qui se dédoublent à la seconde mitose. Le nombre des chromosomes est de 16 dans les trois mitoses successives.

Dans *Pustularia vesiculosa*, les phénomènes paraissent les mêmes, mais le nombre de chromosomes est de 8 et non de 4 contrairement

à l'opinion de Maire. La première mitose offrent un stade synapsis beaucoup moins caractérisé que dans les espèces précédentes. Il n'y a pas les protochromosomes signalés par Maire. Les chromosomes apparaissent au nombre de 8 pendant les 3 mitoses successives, mais ils sont tellement petits que les processus de leur division ne peuvent être suivis.

Nous avons cru pouvoir conclure que les chromosomes en **V** ou **O** de la première mitose résultent de la réapparition de la fissuration commencée dans le peloton chromatique au début de la première mitose et disparue momentanément pendant la contraction de ce dernier au synapsis. Cette fissuration étant incomplète aurait donné des chromosomes doubles soudés par l'une de leurs extrémités et formant ainsi des **V**. A la métaphase les chromosomes auraient subi une seconde division longitudinale produisant des figures en losanges qui finissent par se couper par le milieu en deux **V** qui se dirigent chacun vers un pôle. A la prophase de la seconde mitose, les chromosomes en **V** auraient réapparu et achevé le premier partage commencé au synapsis de la première mitose. La division des chromosomes auraient été simplement équationnelle, mais non réductionnelle, conformément au schéma admis alors par Strasburger et Guignard.

Nos résultats confirmaient donc l'opinion de Maire sur les caractères hétérotypiques et homotypiques des deux premières mitoses, mais différaient du schéma donné par cet auteur.

Ces faits ont été confirmés par les recherches de Harper (9) (1905) qui a obtenu des résultats analogues dans *Phyllactinia Corylea*. Dans cette espèce, l'auteur est parvenu à suivre une partie de l'évolution nucléaire. Selon Harper, les deux noyaux de la cellule-mère de l'asque renferment chacun 8 filaments chromatiques rattachés au centrosome. Chacun de ces filaments représente un chromosome. Lors de la fusion des deux noyaux, les deux centrosomes se fusionnent et on constate bientôt après l'apparition d'un stade synapsis où semble s'effectuer la fusion des chromosomes deux à deux formant ainsi des chromosomes bivalents.

A un stade ultérieur, il se forme un spirème constitué de 8 filaments chromatiques destinés à donner les 8 chromosomes de la plaque équatoriale de la première mitose. Ceux-ci se dédoublent à la métaphase sans qu'on puisse voir par quel processus, pour distribuer à chaque pôle 8 chromosomes. Les deux autres mitoses ressemblent à la première et présentent également à la prophase 8 chromosomes qui se divisent chacun pour donner deux plaques polaires de 8 chromosomes. Ces divisions ne semblent différer des premières que par l'absence de ce stade synapsis.

Harper conclut que le nombre ces chromosomes reste de 8 pendant tout le développement de *Phyllactinia*.

Il admet comme nous l'avons vu qu'une copulation intervient à l'origine des périthèces. Les deux noyaux sexuels (noyau de l'anthéridie et noyau de l'oogone) renfermeraient 8 chromosomes qui, lors de la fécondation se fusionneraient pour constituer 8 chromosomes bivalents. Les deux noyaux primitifs de la cellule-mère de l'asque renfermeraient ainsi 8 chromosomes. Après la fusion Dangeardienne, le noyau secondaire de l'asque qui en résulte aurait 8 chromosomes tétravalents.

Pendant les deux premières mitoses, les 8 chromosomes tétravalents seraient réduits en 8 chromosomes bivalents. Enfin à la troisième mitose, ceux-ci seraient à leur tour dédoublés en 8 chromosomes monovalents. Le nombre gamétophytique des chromosomes serait donc le même que le nombre sporophytique.

Tout autres sont les résultats obtenus plus récemment par Fraser et ses collaborateurs qui admettent ainsi l'existence de deux fusions nucléaires, l'une à l'origine du périthèce, l'autre à l'origine de l'asque.

Fraser (2) a repris l'étude des mitoses des asques dans plusieurs espèces, notamment dans *H. rutilans* et *P. vesiculosa*, que nous avons nous-mêmes étudiées, et arrive à des résultats sensiblement différents.

L'auteur constate la présence de synapsis précédant la première mitose; ce synapsis d'après lui correspond à la réduction nécessitée par la copulation qui s'effectue à l'origine du périthèce. Fraser observe dans ce synapsis toutes les phases décrites par Farmer et Moore dans les mitoses sexuelles: fissuration longitudinale du peloton chromatique qui disparaît plus tard et formation aux dépens du peloton chromatique d'une série de boucles qui représentent l'accolement deux à deux et la soudure bout à bout des chromosomes maternels et paternels. A un stade ultérieur, le peloton entre au stade spirème et se tronconne en 16 chromosomes présentant la forme de boucles ou d'**O**. Ces 16 chromosomes sont donc des chromosomes bivalents, c'est à dire formés de l'association de deux chromosomes qui se sont accolés au stade synapsis.

La division des chromosomes de la 1^{re} mitose consiste en la division transversale de chaque boucle, séparant ces deux branches. Elle aboutit donc à une réduction qualitative séparant les deux chromosomes associés. Les chromosomes-fils qui en résultent ont donc une constitution différente et sont monovalents. A l'anaphase, la fissuration commencée dans le peloton chromatique lors du synapsis réapparaît et les 16 chromosomes offrent la forme de **V**. A la prophase de la seconde mitose, les chromosomes en **V** réapparaissent et à la métaphase les 2 branches des **V** ne tardent pas à se séparer pour constituer aux deux pôles 16 chromosomes. Cette division qui n'est que l'achèvement de la division longitudinale commencée au début de la première mitose, produit la réduction quantitative de la chroma-

tine. Enfin, à la troisième mitose, il n'y aurait pas de partage des chromosomes. Les 16 chromosomes de la plaque équatoriale se répartiraient sans se diviser entre les deux pôles pour former dans chaque plaque polaire de l'anaphase 8 chromosomes seulement. Le nombre gamétophytique des chromosomes serait donc de 8.

Ainsi, d'après Fraser, l'évolution nucléaire de l'*H. rutilans* suivrait donc la marche suivante: Après la fusion Harpérienne, les noyaux renfermeraient 16 chromosomes. Ceux-ci persistent sans subir de réduction jusqu'à la formation de l'asque. Les deux noyaux, qui se fusionnent dans l'asque, ont donc 16 chromosomes et le noyau de l'asque en a 32. Ce n'est qu'au synapsis de la 1^{re} mitose de l'asque que se produit la réduction des chromosomes, de sorte qu'après ce phénomène, le noyau renferme 16 chromosomes bivalents, en forme de boucles. La première mitose est hétérotypique et aboutit à une division transversale des chromosomes, séparant les 2 branches de chaque boucle, c'est à dire, les deux chromosomes constituant le chromosome bivalent. Les chromosomes-fils qui en résultent sont donc monovalents et différemment constitués. La division des chromosomes est donc réductionnelle ou qualitative. La deuxième mitose est homotypique et les 16 chromosomes fissurés au début de la prophase de la première division achèvent simplement leur division longitudinale. Enfin, à la troisième mitose, les 16 chromosomes ne se divisent pas et se dirigent simplement chacun à un des pôles pour former deux noyaux à 8 chromosomes. Cette troisième mitose aboutit donc à une seconde réduction numérique des chromosomes compensant la karyogamie des jeunes asques et celle-ci s'effectue par une simple répartition entre les 2 pôles des chromosomes de la plaque équatoriale.

Dans *P. vesiculosa*, Fraser et Welsford ont observé une évolution nucléaire analogue. Dans cette espèce, la première mitose est précédée d'un synapsis au cours duquel s'effectue une première réduction numérique des chromosomes. Ceux-ci apparaissent au nombre de 8 à la plaque équatoriale et à chaque pôle de l'anaphase. Mais à la deuxième mitose, il se forme un nouveau synapsis qui réduit les chromosomes au nombre de 4 et ceux-ci ne sont plus que de 4 dans les deux dernières mitoses. Cette seconde réduction s'effectue donc par un processus différent de celui constaté dans l'*H. rutilans*: elle s'opère dans un synapsis et dès la seconde mitose.

Les mêmes processus ont été observés dans *Otidea aurantica*, mais ici il n'y a que 4 chromosomes à la première mitose et 2 dans les suivantes.

Plus récemment, Fraser et Brooks ont obtenu des résultats analogues dans *Humaria granulata*, *Ascobolus furfuraceus* et *Lachnea stercorea*. Dans ces trois espèces, ils constatent 8 chromosomes à la première mitose et 4 à la seconde.

Enfin, Carruthers observe aussi une seconde réduction dans *Helvella crispa*. Le nombre des chromosomes est de 4 à la première et à la seconde mitose et 2 à la troisième. La seconde réduction s'effectuerait donc, selon les espèces, à la seconde ou à la troisième mitose.

Ces résultats ont été contestés récemment par nous (23), avec l'étude de *Pust. vesiculosa*, *Peziza Catinus*, *Humaria rutilans* et *Galactinia succosa*. En reprenant nos observations sur *P. vesiculosa*, où Fraser et Welsford décrivent cette seconde réduction, nous avons pu vérifier nos résultats antérieurs et constater d'une manière très précise l'existence de 8 chromosomes à la plaque équatoriale et à l'anaphase des trois mitoses successives de l'asque. Il en est de même pour *Pez. Catinus* où nous avons compté 16 chromosomes dans les trois mitoses successives. Par contre, il est difficile de compter exactement le nombre des chromosomes à la troisième mitose d'*H. rutilans*, par suite de la longueur et de l'enchevêtrement de ces derniers; toutefois, il nous a semblé à peu près certain qu'à l'anaphase, leur nombre restait bien de 16 dans cette mitose comme dans les précédentes (fig. 67). Enfin, dans *G. succosa*, où Maire avait décrit des processus spéciaux qui sembleraient concorder avec les résultats de Fraser et de ses collaborateurs (c'est à dire deux partages successifs complets des chromosomes à la première mitose, doublant le nombre des chromosomes dans les deux noyaux-fils, puis dans la seconde mitose simple répartition de ces chromosomes entre les deux pôles, réduisant ainsi leur nombre de moitié), nous avons montré que le schéma de cet auteur est inexact. Les chromosomes ne sont pas au nombre de 4 comme le soutient Maire, mais de 8, et ce nombre reste constant à l'anaphase des 3 mitoses successives (fig. 68 et 69). En outre, les protochromosomes décrits par Maire n'existent pas et les chromosomes apparaissent directement à la première mitose au nombre de 8, seulement ils sont agglomérés en une masse confuse, ce qui rend difficile leur numération.

Ces résultats très précis permettent donc de conclure d'une manière définitive que les résultats de Fraser et de ses collaborateurs sont erronés et qu'il n'existe pas de seconde réduction chez aucun Ascomycètes.

Quant au partage des chromosomes, il n'a pu être observé d'une manière précise que dans *P. Catinus* et *H. rutilans* où les chromosomes sont particulièrement gros. Les résultats que nous avons obtenus sont assez favorables avec l'interprétation donnée par Fraser et ses collaborateurs et s'accordent assez bien avec le schéma de Farmer et Moore. Toutefois nous n'avons pas cherché à approfondir cette question délicate qui nous paraît pour le moment trop théorique pour pouvoir être résolue.

Brown (1 et 2) constate, aussi de son côté l'absence d'une seconde réduction dans *Pyronema confluens* et dans *Lachnea scutellata*. Dans *Pyronema*, il observe 4 chromosomes dans les trois mitoses et dans *Lachnea* environ 5.

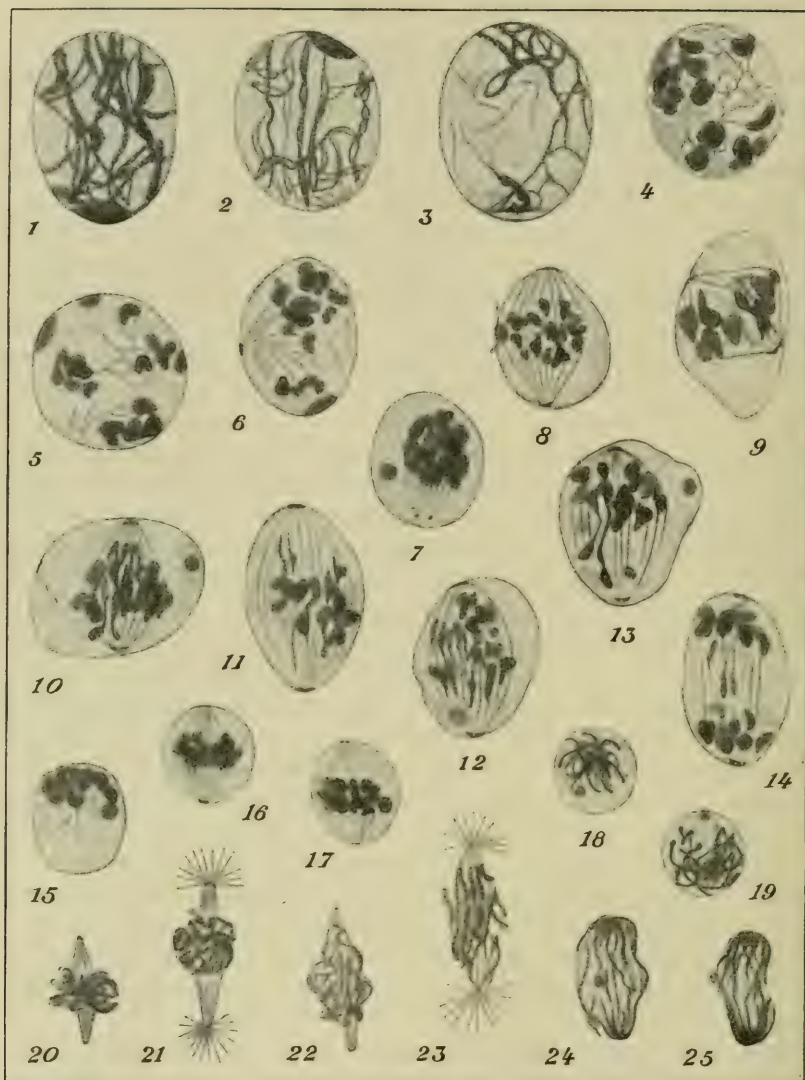


Fig. 67. Mitoses de l'asque dans *Humaria rutilans*. 1 Noyau après la fusion nucléaire. 2 Fissuration du peloton chromatique. 3 Synapsis. 4 et 5 Formation des 16 chromosomes. 6 Centrosome entouré de fibrilles achromatiques s'irradiant vers les chromosomes. 7 Le centrosome s'est divisé en 2 centrosomes-fils. 8 Plaque équatoriale. 9 à 13 Métaphase. 14 Anaphase. 15 Deuxième mitose: formation des chromosomes. 16 et 17 Id. Plaque équatoriale. 18 et 19 Troisième mitose; formation des chromosomes. 20 et 21 Id. Plaque équatoriale. 22 et 23 Id. Métaphase. 24 et 25 Anaphase (d'après Guilliermond).

B. Théorie de Claussen. — Les résultats récents de Claussen (2 et 4) et de son élève Schikorra confirment

entièrement ces données et apportent une nouvelle orientation à ce problème en conciliant les résultats divergents de Dangeard et Harper.

Dans un travail remarquable, Claussen a suivi de la manière la plus précise l'évolution nucléaire de *Pyronema confluens*, depuis le début de la formation du périthèce jusqu'à la origine de

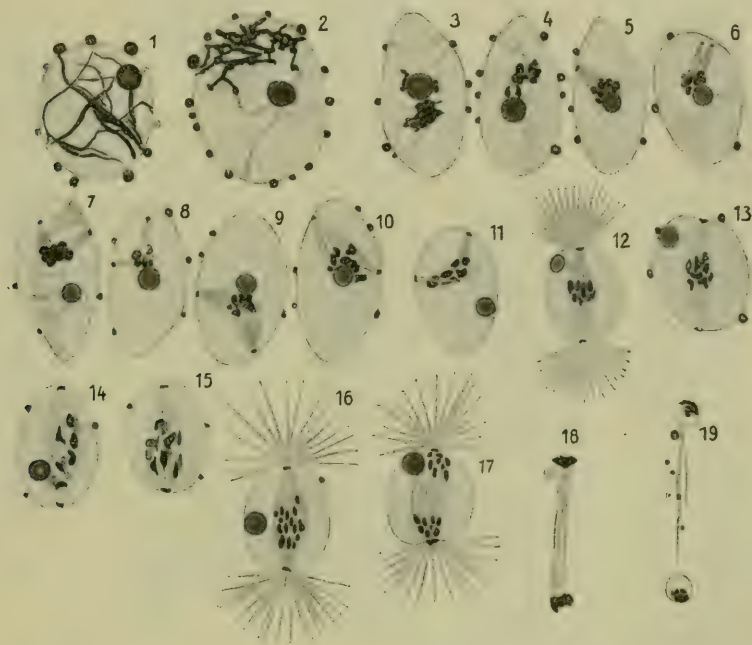


Fig. 68. Première mitose (hétérotypique) dans l'asco de *Galactinia succosa*. 1 Noyau après la fusion nucléaire. 2 Synapsis. 3 Spirème. 4 Formation des 8 chromosomes aux dépens du peloton du spirème. 5 Formation d'un faisceau de fibrilles achromatiques partant du centrosome et s'irradient vers le milieu du noyau où se trouvent les 8 chromosomes. 6 Le centrosome s'est divisé en deux centrosomes-fils et les fibrilles forment 2 demi-fuseaux. 7 à 11 Emigration des 2 centrosomes aux deux pôles et formation du fuseau achromatique par soudure médiane des deux demi-fuseaux. 12 et 13 Plaque équatoriale. 14 à 16 Métaphase. 17 Anaphase avec 8 chromosomes à chaque pôle. 18 Télophase. 19 Les deux noyaux-fils sont formés et le fuseau achromatique est en voie de résorption. Les figures nucléaires sont entourées de grains basophiles accolés à leurs parois (d'après Guilliermond).

l'asco. Il constate qu'il se produit une fusion entre l'anthéridie et l'oogone et confirme sur ce point les résultats de Harper. Seulement, après le passage du contenu de l'anthéridie dans l'oogone, les noyaux mâles et femelles ne se fusionnent pas comme le croyait Harper: ils s'accolent simplement par paires. Ces noyaux pénètrent dans les hyphes ascogènes en restant accolés par paires, puis là se divisent par mitoses conjuguées. Les cellules des hyphes ascogènes renferment un

nombre variable de noyaux accolés par paires (fig. 70) et chaque paire est formée d'un noyau mâle et d'un noyau femelle. Les cellules terminales des rameaux de ces hyphes renferment une seule paire de noyaux et forment bientôt des crochets par le processus que nous avons décrit précédemment. La paire de noyaux, qui se trouve dans la cellule

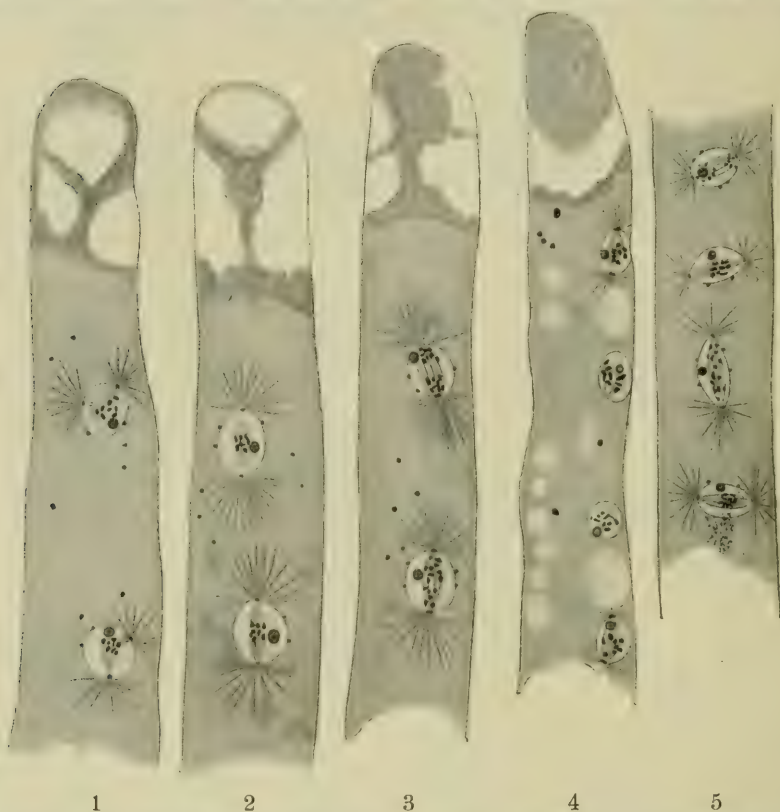


Fig. 69. Deuxièmes et troisièmes mitoses dans l'asque de *Galactinia succosa*. 1 Deuxièmes mitoses; formation du fuseau achromatique. 2 Id. Plaque équatoriale. 3 Id. Anaphase. 4 Troisièmes mitoses. Le noyau de la partie supérieure est à la plaque équatoriale; celui situé au dessous est au début de la prophase pendant la formation du fuseau achromatique; l'avant dernier est vu en coupe transversale; le dernier est à la plaque équatoriale. 5 Id. Le noyau supérieur est à l'anaphase, le noyau situé au dessous à la plaque équatoriale; l'avant dernier à la métaphase et le dernier à la plaque équatoriale (d'après Guilliermond).

terminale destinées à former le crochet, est donc constituée par un noyau mâle et un noyau femelle. Ces noyaux subissent une mitose qui s'effectue perpendiculairement au plan de courbure du crochet. Les deux paires de noyaux qui résultent de cette mitose sont par conséquent de sexe différent. La paire supérieure donnera les deux noyaux de la cellule moyenne, bombée, qui s'isole par une cloison de la pointe

et du pédoncule, tandis que la paire inférieure fournira le noyau du pédoncule et celui de la pointe (Fig. 64). La cellule moyenne a donc deux noyaux de sexe différent. Les deux autres cellules du crochet (pointe et pédoncule) renferment chacune un seul noyau n'appartenant pas au même sexe. C'est ce qui explique que l'on constate fréquemment l'anastomose de ces deux cellules et le passage du noyau de l'une dans l'autre (Mac Cubbin, Brown et Claussen). Cette anastomose réalise la réunion d'un noyau mâle et d'un noyau femelle dans une même cellule qui devient alors susceptible de produire un asque.

C'est seulement dans les jeunes asques que s'opère la fusion des deux noyaux de sexe différent qui ne s'étaient qu'accolés dans l'oogone.

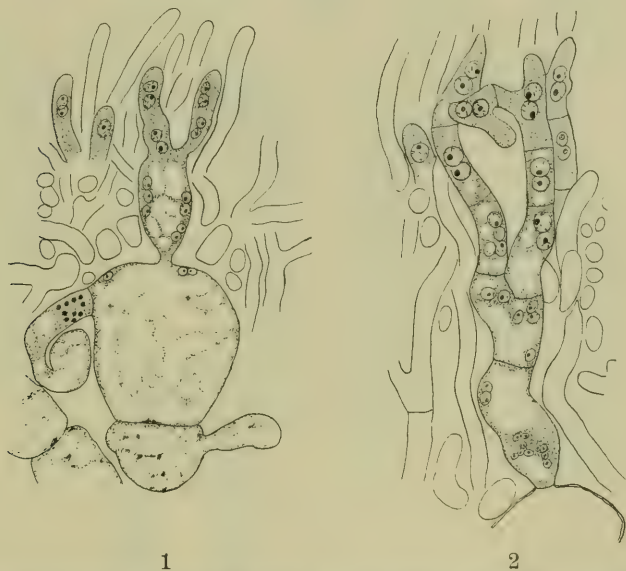


Fig. 70. Formation des hyphes ascogènes de *Pyronema confluens*. 1 Oogone surmonté d'un hyphe ascogène. 2 Hyphes ascogènes arrivés au terme de leur développement avec, à la partie supérieure, des cellules binucléées (d'après Claussen).

Elle est suivie de réduction qui se manifeste par un stade synapsis qui précède la première mitose. Il n'y a pas de seconde réduction, contrairement à l'opinion soutenue par Fraser et ses collaborateurs, puisqu'il n'y a qu'une seule fusion, et le nombre des chromosomes reste le même pendant les trois mitoses successives. Ceux-ci sont au nombre d'environ 10 ou 12.

Claussen pense que les processus qu'il a décrit dans le *Pyronema confluens* doivent exister dans les autres Ascomycètes et ainsi s'expliqueraient les divergences de vue entre Harper et Dangeard.

De son côté, Schikorra a observé des phénomènes analogues dans *M. purpureus*. Dans cet Ascomycète, le périthèce dérive d'une gamétangie analogue à celle qui a été décrite par Ikeno, mais ici

les noyaux mâles et femelles s'accolent dans l'oogone, sans se fusionner. Il se constitue ainsi une lignée de cellules binucléées qui se termine dans l'asque par la fusion Dangeardienne.

Avec les observations de Claussen et de Schikorra, toutes les obscurités qui subsistaient sur la question de la sexualité des Ascomycètes, se dissipent. Les Ascomycètes offrent une évolution nucléaire semblable à celle des Urédinées. La fécondation se produit à l'origine du périthèce. L'œuf qui en résulte est le point de départ d'un sporophyte ou lignée à $2n$ chromosomes, et ici, comme dans les Urédinées, ce sporophyte est constitué, non pas par un noyau à $2n$ chromosomes, mais par deux noyaux accolés (dikaryon) se divisant par mitose conjuguée jusqu'à l'asque. La fusion nucléaire qui se produit dans l'asque doit être considérée comme le début du stade de la réduction numérique des chromosomes. Les deux noyaux se fusionnent en un seul noyau à $2n$ chromosomes; puis les chromosomes se soudent deux à deux dans un synapsis qui précède la première mitose, pour former n chromosomes bivalents, et ceux-ci à leur tour se dédoublent au cours des mitoses successives de l'asque en n chromosomes monovalents. Enfin dans le cas où aucune fécondation ne se produit à l'origine du périthèce, la formation du dikaryon remplace la fécondation et doit être considérée comme une parthénogamie. Les résultats de Claussen marquent donc une étape nouvelle dans l'histoire de cette question jusqu'ici si confuse. Ils semblent résoudre le problème. Néanmoins ces observations demanderaient à être vérifiées et étendues à d'autres espèces. Elles sont contestées par Dangeard (10), Brown (1, 2 et 3), Fraser et ses collaborateurs.

V. Appareils fructifères.

A. Asque et Baside. — Le développement de l'asque et de la baside et la formation des ascospores et des basidiospores ont été l'objet d'un nombre considérable de travaux qui font que cette question est aujourd'hui une des mieux connues de la cytologie des Champignons.

I. Asque. — α) Formation de l'épiplasme. — Depuis les recherches de Errera, l'étude de l'épiplasme avait été négligée. Cet auteur s'était préoccupé uniquement de rechercher la présence du glycogène dans l'épiplasme et n'avait envisagé la question qu'au point de vue chimique. Aussi malgré l'importance de ses observations, il restait encore à faire l'étude cytologique de l'épiplasme. Dans une série de recherches (8 et 10), nous nous sommes attachés combler cette lacune. Nos

études ont porté spécialement sur l'*Aleuria cerea* et *Ascobolus marginatus*. Dans ces deux espèces, l'asque une fois la fusion nucléaire accomplie, renferme un cytoplasme dense et homogène qui occupe toute sa région supérieure, et un cytoplasme alvéolaire localisé dans la partie basale (fig. 71). Le noyau est situé dans le cytoplasme de la région supérieure.



Fig. 71. Formation de l'épipleme dans *Ascobolus marginatus*. 1 à 5 Jeunes asques avec formation de corpuscules métachromatiques dans les vacuoles des parties inférieures et supérieures de la cellule. 7 Asque après la 2^e mitose. 8 Formation des spores. 9 à 13 Absorption des corpuscules métachromatiques par les spores. 14 Fragment de coupe transversale d'un périthèce au niveau des asques. On voit des asques avec des spores jeunes entourées des corpuscules métachromatiques et des asques adultes, à spores cutinisées, et sans corpuscules métachromatiques (d'après Guilliermond).

Un peu plus tard, lorsque l'asque a acquis à peu près sa dimension définitive, le cytoplasme de la région supérieure devient lui-même alvéolaire. A ce moment, l'asque renferme au milieu une bande étroite de cytoplasme dense et homogène, qui contient le noyau, et partout ailleurs un cytoplasme alvéolaire. Le cytoplasme médian est destiné

en grande partie à produire les ascospores, tandis que le cytoplasme alvéolaire des régions supérieures et basales formera exclusivement l'épiplasma. Ce dernier renferme de nombreux corpuscules métachromatiques qui apparaissent dans les mailles des alvéoles et qui semblent résulter de la transformation de ces dernières, car dans les asques plus âgées et dans l'épiplasma, le cytoplasme a disparu en grande partie et les corpuscules métachromatiques affectent souvent l'aspect d'un réticulum comme s'ils s'étaient substitués au réseau cytoplasmique primitif. Le noyau semble participer dans une certaine mesure à la sécrétion des corpuscules métachromatiques: souvent en effet, il se met en contact avec le cytoplasme alvéolaire de la région apicale ou de la région basale, et c'est à cet endroit que les corpuscules métachromatiques commencent à se former. Par contre, le cytoplasme alvéolaire ne renferme que très peu de glycogène et celui-ci semble naître surtout aux dépens du cytoplasme homogène qui occupe le milieu de l'asque.

A un stade plus avancé, le cytoplasme médian s'accroît et finit par occuper environ un tiers du volume de l'asque: à ce moment, l'asque renferme donc au milieu une zone épaisse de cytoplasme homogène contenant le noyau qui à ce stade a perdu tout contact avec le cytoplasme alvéolaire, tandis que ses deux pôles sont occupés par un cytoplasme alvéolaire très riche en corpuscules métachromatiques. C'est à ce stade que le noyau entre en mitose. Nous n'avons pas à revenir ici sur les processus de cette mitose que nous avons longuement décrite. Après la troisième mitose, les 8 noyaux-fils, qui en résultent, se placent par 4 le long sur les deux côtés latéraux du cytoplasme médian, et c'est là que se délimitent les 8 ascospores par le procédé que nous décrirons plus loin. Pendant ce temps, le cytoplasme médian, qui n'a pas été employé à la formation des ascospores, se vacuolise, sécrète des corpuscules métachromatiques et contribuera avec le cytoplasme alvéolaire des régions apicales et basales de l'asque à former l'épiplasma. L'épiplasma se désorganise peu à peu, la trame cytoplasmique qui délimite les alvéoles se résorbe en grande partie et l'épiplasma finit bientôt par être constitué exclusivement par des corpuscules métachromatiques et du glycogène. Les ascospores sont entourées d'un grand nombre de corpuscules métachromatiques accolés à leur membrane. D'abord très petites, elles augmentent peu à peu de volume en absorbant l'épiplasma (glycogène et corpuscules métachromatiques), puis arrivent au moment de leur maturité, à occuper tout le volume de l'asque.

Nous avons constaté des phénomènes analogues dans un grand nombre d'espèces. Toutefois, il résulte de nos recherches que l'épiplasma n'a pas toujours la même constitution. C'est ainsi que dans un certain nombre d'espèces (*Leotia lubrica*, *Hypocropa fimicola*, *Geo-*

glossum viride, *Ciboria echinophila* et *Otidea onotica*), ils font complètement défaut. De même, le glycogène n'est pas représenté dans *Peziza Catinus* et *Elaphomyces granulatus*. Par contre, on rencontre fréquemment des gouttelettes de graisse qui n'existaient pas dans *Al. cerea*. Ces gouttelettes apparaissent dès l'origine de l'asque dans le cytoplasme alvéolaire des régions apicales et basales et surtout dans le cytoplasme homogène de la partie médiane, au voisinage du noyau. Ces graisses sont absorbées par les ascospores comme les corpuscules métachromatiques. En général, ce sont surtout les espèces dépourvues de corpuscules métachromatiques qui renferment le plus de graisses. Cependant, ces deux produits coexistent en grande abondance dans certaines espèces.

Dans des recherches postérieures, Maire (4) a confirmé ces résultats sur d'autres espèces et en outre a montré que les divers sécrétions de l'asque (glycogène, corpuscules métachromatiques, globules de graisses) sont accompagnées des phénomènes nucléaires et cytoplasmiques se traduisant par une oxychromatisation du noyau et l'apparition dans le cytoplasme de grains basophiles (voir page 426). Ces grains sont spécialement abondants dans *Galactinia succosa* et *Morchella esculenta*. Ils sont disposés dans le cytoplasme qui occupe la région médiane de l'asque et surtout au voisinage du noyau. En outre, Maire a observé dans la partie basale de l'asque de la même espèce, la présence d'une matière voisine du latex qui semble être un excrétum.

Nous avons retrouvé (12) les grains basophiles observés par Maire; ceux-ci, très abondants dans certaines espèces comme *Galactinia succosa*, *Otidea onotica*, sont au contraire rares dans d'autres espèces tels que *Peziza Catinus* et *Pust. vesiculosa*, ou totalement absentes comme dans *Humaria rutilans*. Ils semblent disparaître en grande partie au cours des mitoses du noyau pour reparaitre ensuite.

b) Délimitation des ascospores. — Les processus de délimitation des spores ont été décrits pour la première fois par Harper (2) dans *Peziza Stevensoniana* et retrouvés ensuite par le même auteur (2, 4 et 7) dans plusieurs autres espèces. L'éminent botaniste Américain a montré, il y a déjà longtemps, que les ascospores se délimitent par un processus tout à fait spécial. La troisième mitose de l'asque s'effectue perpendiculairement par rapport à l'axe longitudinal de l'asque, de sorte que les 8 noyaux qui en résultent se placent par rangées de 4 sur les côtés latéraux de l'asque, contre la membrane. Les noyaux sont réunis par une sorte de bec avec le centrosome entouré des radiations archoplasmiques. C'est aux dépens de ces radiations que se délimitent les ascospores. Celles-ci se rabattent comme baleines d'un parapluie et se soudent à l'extrémité opposée au centrosome.

Dès que l'enveloppe archoplasmique est venue limiter le contenu de l'ascospore, on voit qu'elle suffit à établir entre ce contenu et le plasma ambiant des différences de tensions osmotiques qui se traduisent souvent sur la préparation par des rétractions plasmolytiques de l'ascospore. Puis le prolongement du noyau se rétracte, les radiations archoplasmiques disparaissent et l'on ne voit plus dans le noyau qu'une légère saillie et, au devant d'elle, la masse archoplasmique.

Ces processus de délimitation des ascospores ont été vérifiées depuis par nous (11 et 12) dans *Aleuria cerea*, *Pustularia vesiculosa* et *Humaria rutilans*, puis par Maire (4) dans *Galactinia succosa* et un certain nombre d'autre espèces dont *Rhytisma acerinum*. Cette dernière espèce offre des ascospores filiformes. Maire a vu qu'elles se délimitent aux dépens des rayons archoplasmiques. Ce n'est qu'après cette délimitation qu'elles s'allongent et prennent un aspect vermiforme, arrondies à leur extrémité supérieure, effilées à l'inférieure. Le noyau suit ce mouvement et prend lui-même une forme allongée.

Toutefois, ces processus de délimitation des ascospores ont été contestées par Faull (1 et 3) qui admet que les rayons astériens ne prennent pas part à la délimitation des ascospores. Selon cet auteur, la délimitation s'effectuerait aux dépens d'une zone granuleuse du cytoplasme en dehors des rayons astériens, qui persistent pendant quelques temps à l'intérieur des ascospores après leur délimitation. Brown (3) range à l'opinion de Faull avec l'étude de *Lachnea scutellata*. Mais les recherches de Overton, Sands, Fraser et ses collaborateurs et de Jolivet ont donné raison à Harper. Les observations très précises de Sands sur *Microphaera alni* et de Jolivet sur *Geoglossum glabrum* ont surtout fourni des preuves particulièrement concluantes et ne laissent aucun doute sur cette question qui peut être considérée aujourd'hui comme définitivement résolue (fig. 72).

Plus récemment, Lewis a suivi le développement de l'asque d'une Sordidariées, *Pleurago zygospora*: le noyau subit trois mitoses et les 8 noyaux qui en résultent forment chacune une spore primaire, d'abord très petite, qui s'allonge en filament, puis se divise en 2 pour produire 16 spores définitives.

Wolf a observé la formation des ascospores dans *Podospora anserina*. Cet auteur a constaté qu'après la troisième mitose de l'asque, les 8 noyaux restent accolés par paires. Les ascospores au nombre de 4, se forment aux dépens de chaque paire de noyaux. Elles renferment donc dès le début deux noyaux. Wolff n'a pas pu suivre les détails de la délimitation des ascospores; mais il pense qu'elle s'opère aux dépens des rayons archoplasmiques de l'un des deux noyaux qui contribuent à la formation de chaque ascospore, de celui qui se trouve situé à l'extrémité inférieure de l'ascospore au moment de sa délimitation.

c) Structure des ascospores. — Les ascospores sont d'après nos recherches (9 et 10) construites sur trois modèles. 1^o Les unes sont constituées d'un cytoplasme médian homogène, renfermant un

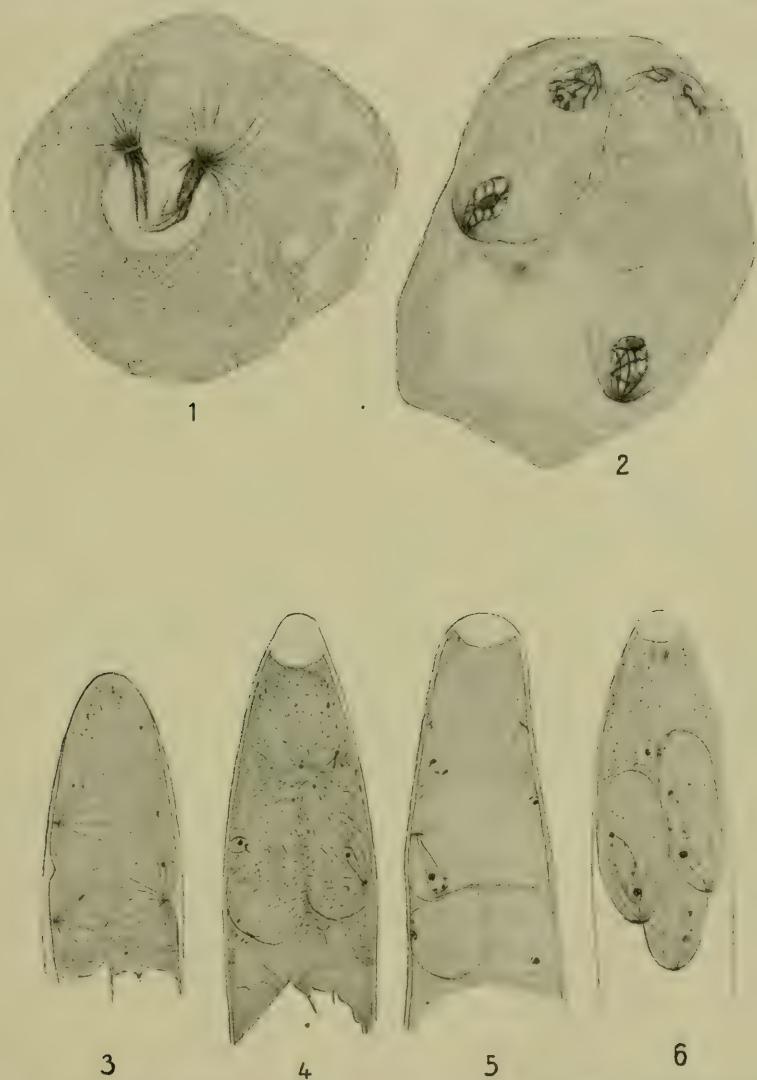


Fig. 72. 1 et 2 *Microsphaera alni*: 1^e mitose. 2 Délimitation des spores par les fibrilles archoplasmiques (d'après Sands). 3 à 6 Délimitation des spores par les fibrilles achroplasmiques dans *Gleoglossum glabrum* (d'après Jolivet).

noyau plus ou moins volumineux, et d'un cytoplasme alvéolaire aux deux pôles. Ce dernier renferme souvent dans sa trame des gouttelettes d'huile et dans ses alvéoles des corpuscules métachromatiques (*Ascob.*

marginatus *Aleuria cerea*, *Al. olivæ*, *Al. amplissima*, *Humaria rutilans*, *A. abetina*, *P. Catinus* etc.).

2° Les autres sont bâties sur le même plan, mais au lieu d'avoir un seul noyau, elles en possèdent de 2 à 4 (*P. venosa*).

3° Enfin les dernières sont formées d'une grosse vacuole médiane occupant presque toute la cellule et aux deux pôles d'une calotte cytoplasmique renfermant ordinairement deux petits noyaux. Toute la vacuole est remplie d'un énorme globule de graisses entouré parfois de corpuscules métachromatiques (*Helv. sulcata*, *H. elastica*, *Acetabula vulgaris*).

Jolivet a observé la structure des ascospores pluriloculées de *Geoglossum glabrum*. Dans cette espèce, lorsque l'ascospore a achevé sa délimitation, son noyau subit un certain nombre de mitoses et chacun des noyaux-fils est bientôt séparé par des parois transversales qui délimitent plusieurs loges uninucléées.

d) Asque des Ascomycètes inférieurs et des Hémiascées. — La cytologie de l'asque des Ascomycètes inférieurs est moins connues. Toutefois, nous avons suivi d'une manière détaillée le développement et l'asque et la formation des ascospores dans les levures (3, 6 et 20) et dans les Endomycétacées (18).

Dans les levures, les cellules destinées à sporuler se vacuolisent et prennent une structure alvéolaire: un certain nombre des alvéoles renferment du glycogène, les autres, des corpuscules métachromatiques; enfin la trame contient des gouttelettes de graisse. Les corpuscules métachromatiques sont d'abord généralement très abondants, puis ils diminuent de nombre et de dimension; en même temps, les vacuoles qui les renfermaient prennent une coloration rougeâtre avec tous les colorants qui donnaient aux corpuscules leur teinte rouge spécifique. Il se produit donc une sorte de dissolution de ces corpuscules. Au même moment, le noyau, situé au centre de la cellule et entouré d'une zone de cytoplasme très dense (plasma sporogène), se divise en deux noyaux-fils. Ceux-ci, selon les espèces, restent au milieu (*S. cerevisiae*) ou émigrent aux deux pôles de la cellule avec une portion de plasma sporogène (*S. Ludwigii*). Les divisions suivantes s'effectuent, suivant les cas, dans le plasma sporogène resté localisé au centre, ou aux deux pôles, si ce plasma s'est réparti entre les deux pôles; dans certains cas, où les ascospores sont au nombre de 8 (*Sch. octosporus*), les noyaux peuvent se répartir en des places variables. Le cytoplasme se condense autour des noyaux qui résultent des divisions successives du noyau primitif et délimitent les spores: celle-ci naissent d'abord très petites, puis elles grossissent peu à peu en absorbant le cytoplasme qui n'a pas été employé à leur formation et qui représente un épiplasme analogue à celui des Ascomycètes supérieurs. L'épiplasme est formé presque uniquement de gouttelettes de graisse, de glycogène et de corpuscules métachromatiques. Tous ces produits s'agglomèrent autour

des spores et disparaissent complètement à leur maturité, absorbés par elles (fig. 73).

En somme, l'asque des levures se forme exactement comme celui des Ascomycètes supérieurs.

Il en est de même pour l'asque des Endomycétacées où nous avons observé des phénomènes analogues. Ici les ascospores se forment, tantôt, comme dans les Ascomycètes supérieurs, aux dépens d'un plasme sporogène situé au milieu de la cellule (*End. Magnusii* et *Eremascus fertilis*), tantôt elles naissent à la périphérie de l'asque (*End. fibuliger*) ou à ses deux pôles (*End. capsularis*).

Les processus cytologiques de la formation des ascospores dans les Hémiascées sont encore peu connus. Les recherches de Juel (3) et de Dangeard (9)

ont fait connaître la formation des ascospores dans l'asque de *Dipodascus albidus*. Nous avons vu que l'asque dérive de la fusion de deux gamètes pourvus chacun d'un grand nombre de noyaux, mais que la fusion nucléaire s'opère entre deux noyaux reproducteurs. Le noyau de copulation subit un certain nombre

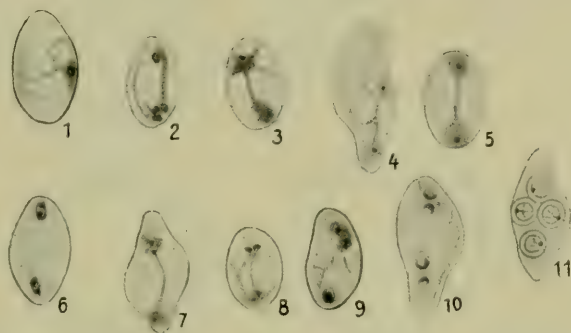


Fig. 73. Sporulation dans *Saccharomycodes Ludwigii*. 1 Début: vacuolisation du cytoplasme. 2 à 4 Le noyau s'est divisé en deux et les 2 noyaux ont émigré aux pôles, entourés chacun d'une zone de cytoplasme sporogène et reliés l'un à l'autre par un mince filet de ce même plasme. 3 à 8 La 2^e division est effectuée. 10 et 11 Formation des spores. 11 Asque mûre (d'après Guilliermond).

de mitoses que Dangeard a observées. Les noyaux qui résultent de ces mitoses s'entourent de cytoplasme et se délimitent en spores. Les autres, qui sont les noyaux primitifs des gamétanges, restent dans l'épiplasma et dégénèrent. Ils servent comme l'épiplasma à la nutrition des spores.

La formation de l'asque des autres Hémiascées a été l'objet d'études récentes de Popta, Dangeard et Juel.

M^{lle} Popta a suivi le développement de l'asque dans *Protomyces Bellidis* et *P. macrosporus*. Dans ces deux espèces, l'asque dérive, comme on le sait, de la germination d'une chlamydospore. Celle-ci se rompt et laisse échapper son contenu à l'extérieur sous forme une grosse cellule qui devient l'asque. Dans les deux espèces, l'asque renferme un grand nombre de noyaux disposés dans un cytoplasme périphérique tout le centre étant occupé par une énorme vacuole. Les spores se

forment aux dépens de la cytoplasme périphérique et renferment plusieurs noyaux. Elles sont expulsées grâce à la forte pression du suc cellulaire renfermé dans la vacuole centrale de l'asque.

On doit à Dangeard (9) une étude plus récente sur l'asque de *Prot. macrosporus* (fig. 74). Les chlamydospores naissent aux dépens d'un renflement intercalaire des hyphes renfermant au début une dizaine de noyaux, qui, par divisions répétées, deviennent très nombreux au moment de l'enkystement. La chlamydospore produit directement l'asque à son intérieur dans la variété observée par Dangeard. Au moment de la germination, la membrane la plus externe se rompt,

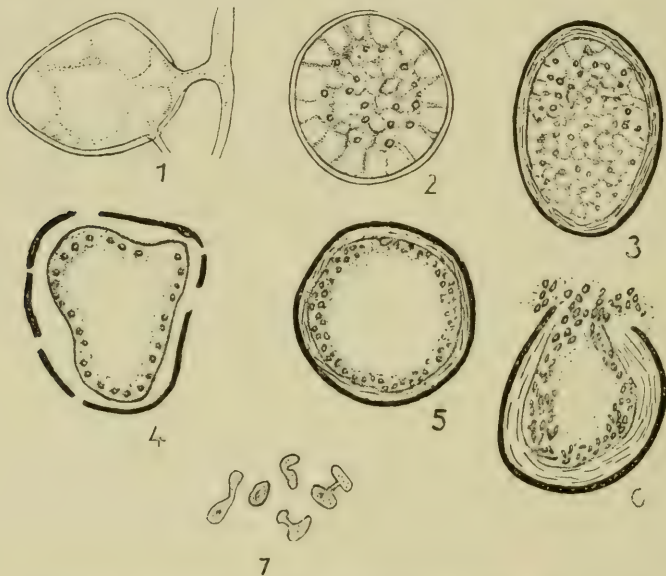


Fig. 74. Formation de l'asque dans *Protomyces macrosporus*. 1 Jeune sporange; 2 Structure réticulée du protoplasme et noyaux. 3 à 5 États plus avancés. 6 Expulsion des spores. 7 Anastomoses entre les spores (d'après Dangeard).

mais le contenu de la chlamydospore ne sort pas et forme directement un grand nombre de spores aux dépens du cytoplasme périphérique. Les spores n'offrent qu'un seul noyau, contrairement à ce qu'à observé M^{lle} Popta. Elles s'anastomosent au moment de leur germination.

D'autre part, Ju el (4) a fait l'étude cytologique de l'asque de deux espèces du genre *Taphridium* : *T. umbelligerarum* et *T. algeriense*. Dans ces deux espèces, les asques présentent dès le début de nombreux noyaux : tous ces noyaux se portent à la périphérie, tandis que la couche interne du sporange devient vacuolaire. Le cytoplasme périphérique se fragmente en autant de cellules que de noyaux et forment des protospores qui en se divisant produisent les spores définitives.

Dangeard (9) a observé aussi le développement de l'asque dans le *Protascus subuliformis*, un nouveau Champignon, qu'il a découvert dans les Anguillules et qu'il considère comme une Hémiascée. Le thalle se présente avec un seul article ou rarement deux. Il est placé dans l'axe du corps de l'Anguillule et a la forme d'une bouteille dont le col se recourbe pour perforer la paroi de l'asque. Au début de sa croissance, le Champignon a une forme ovale avec un seul noyau. Dans la suite, il s'allonge, son noyau se divise, puis le col fait son apparition et vient se fixer sur la paroi de l'Anguillule pour la perforer. Au moment de la sporulation, les noyaux se divisent activement et deviennent très nombreux (fig. 75, 1 et 2); puis le cytoplasme se condense autour des noyaux en petits cordons qui finissent par se transformer en spores. Celles-ci sont au nombre de 16 à 32 dans chaque asque. Elles sont ovales, montrant une tête, renfermant le noyau, et une sorte d'appendice (fig. 75, 3).

B. Basides. — Le développement cytologique des basides et la formation des basidiospores ont été surtout observé par Maire (2). Après la karyogamie, cet auteur constate, comme dans les asques, des phénomènes sécrétoires accusés par une oxychromatisation du noyau, puis par l'apparition dans le cytoplasme de nombreux grains basophiles. La sécrétion consiste surtout en élaboration d'une grande quantité de graisses qui sont des réserves utilisées pour la formation des

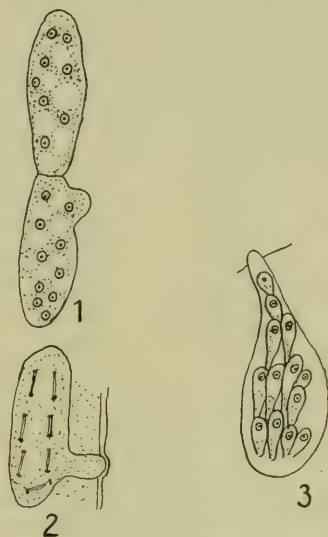


Fig. 75. *Protascus subuliformis*.
1 Individu en voie de se transformer en sporange. 2 Id. Mitoses. 3 Asque adulte (d'après Dangeard).

basidiospores. Après la deuxième division du noyau, que nous avons décrite précédemment, les basidiospores apparaissent et les centrosomes émigrent généralement dans l'intérieur de chaque basidiospore, reliés aux noyaux par des traînées de kinoplasme qui semblent dériver des rayons astériens (fig. 76). Les centrosomes et le kinoplasme jouent donc un rôle dans l'attraction des noyaux dans les basidiospores.

Ces résultats ont été confirmés par van Bambeke (3) dans *Hydnangium carneum* et par Fries (3) dans *Nidularia pisiformis*.

Les basidiospores sont généralement le siège d'une mitose: tantôt elles restent binucléées, tantôt une cloison transversale les sépare en deux loges uninucléées. Parfois cependant les basidiospores ne présentent pas de mitose et restent pourvues d'un seul noyau.

B. Sporangies et conidies des Phycomycètes. — a) *Ancylistées*. — On doit à Dangeard (9) une étude sur la formation des sporanges des deux Chytridiacées: *Myzocyttium vermicolum* et *Ancylistes Closterii*.

Dans *Myzocyttium*, les filaments renfermés dans l'intérieur d'une Anguillule se cloisonnent en nombre variable d'articles plurinucléés dont chacun est destiné à se transformer en sporange (fig. 77, 1). Le cytoplasme se rassemble à la périphérie, tandis que le centre est occupé par une grosse vacuole. Les zoospores se forment aux dépens du protoplasme périphérique. Elles sont uninucléées et offrent deux flagellums. Le sporange forme bientôt un col qui perfore la membrane de l'Anguillule et laisse échapper les zoospores. Celles-ci se fixent sur une Anguillule, puis produisent au voisinage de la paroi de l'hôte un petit prolonge-

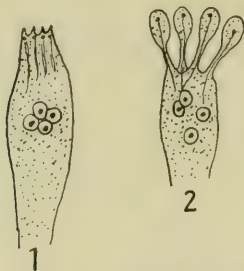


Fig. 76. Formation des spores dans la baside de *Psathyrella disseminata*. Introduction des centrosomes avec leurs fibrilles archoplasmiques dans chacun des sterigmates (d'après Maire).

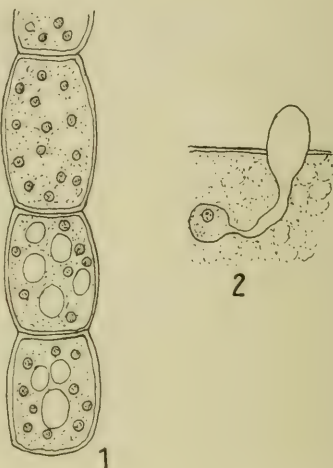


Fig. 77. Formation du gamétange de *Myzocyttium vermicolum*. 1 Chaîne de 5 cellules en voie de se transformer en gamétanges. 2 Germination d'une zoospore sur la paroi d'une Anguillule (d'après Dangeard).

ment semblable au bourgeon d'une levure, dans lequel passe tout leur contenu. Ce bourgeon développe bientôt un canal qui traverse la cuticule de l'hôte, puis forme au dessous de cette cuticule un autre bourgeon où se concentre de nouveau le contenu de la cellule (fig. 77, 2). Le renflement ainsi formé s'allonge en cordon et devient un nouvel individu.

Dans *Ancylistes Closterii*, Dangeard a observé des phénomènes très curieux: il n'y a pas de zoospores individualisées, mais seulement des énergides. L'individu dans l'intérieur de la Clostérie offre la forme d'un filament non cloisonné. Le noyau d'abord unique se divise un grand nombre de fois et le filament, par une série de cloisonnements

successifs, forme plusieurs articles: chacun de ces articles est considéré par Dangeard comme représentant un sporange dont les spores ne seraient pas individualisés. Ils renferment 8 à 10 noyaux ayant chacun la valeur d'une zoospore (fig. 78). Chaque sporange émet ensuite du côté de la surface de la Clostérie une protubérance qui perfore la paroi de l'hôte et s'allonge en un filament dans lequel passe tout le contenu du sporange. Les filaments ainsi formés rayonnent autour de la Clostérie. Lorsque l'un d'eux vient en contact avec une autre Clostérie, il se concentre autour d'elle, perfore sa membrane et s'introduit dans son intérieur, pour y reproduire un nouvel individu. L'organisme qui pénètre ainsi dans la Clostérie représente donc, selon Dangeard, une sorte de plasmode, réunion de plusieurs zoospores.

d) Saprologéniées. — Les processus cytologiques de la formation du sporange ont été décrits par Hartog (2) dans *Achlya americana*: les noyaux, après avoir subi une mitose dans le mycélium, passent en grand nombre dans le sporange. Là, ils ne se divisent plus. Le sporange est donc multinucléé dès son origine. Miyake constate les mêmes processus dans *Pythium de Baryanum*.

e) Péronosporées. — L'étude cytologique des conidies des Péronosporées est connue depuis les recherches de Wager, Dangeard et de Rosen, etc. qui ont montré qu'elles possèdent dès l'origine plusieurs noyaux. Nous ne parlerons ici que d'un, note plus récente le Dangeard (7): Cet auteur a observé dans les conidies des *Cystopus Tragopogonis* des détails cytologiques qui méritent d'être décrits ici par l'intérêt général qu'ils présentent. Les jeunes conidies renferment plusieurs noyaux, un cytoplasme d'abord vacuolaire, puis granuleux. Plus tard, quand la conidie est sur le point de germer, elle présente une zone externe d'ectoplasme. Les noyaux se disposent alors à la périphérie de la conidie; ils offrent un aspect piriforme. Ils sont munis d'une sorte de bec qui communique avec l'ectoplasme (fig. 79). Dangeard rapproche cette particularité des phénomènes décrits par Strasburger dans les zoospores de *Vaucheria* où tous les noyaux

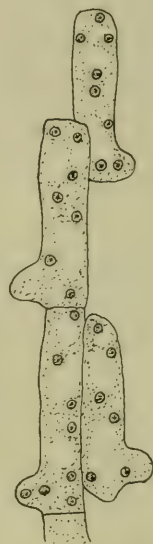


Fig. 78. Sporange d'*Anchylistes Closterii* après la première bipartition des noyaux (d'après Dangeard).



Fig. 79. Conidie de *Cystopus Tragopogonis* (d'après Dangeard).

communiquent avec l'ectoplasme par un bec et donne insertion par ce bec à deux flagellums. Il pense que la disposition en bec que prennent les noyaux dans les conidies de *Cystopus* est ainsi en rapport avec la formation des flagellums des zoospores qui naissent à la germination de la conidie.

f) *Entomophthorées*. — La formation des conidies des *Entomophthorées* a été l'objet d'études récentes de Cavarra, Gallaud et surtout de Olive. Cavarra a montré que les conidies du genre

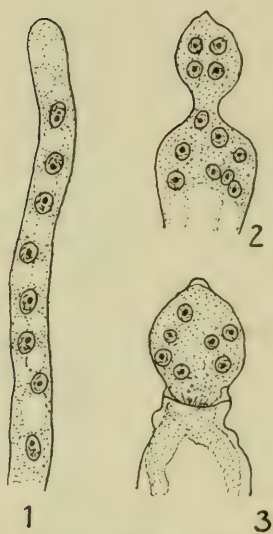


Fig. 80. *Empusa Muscae*.
1 Filament mycélien. 2 et 3
Formation d'une conidie
(d'après Olive).

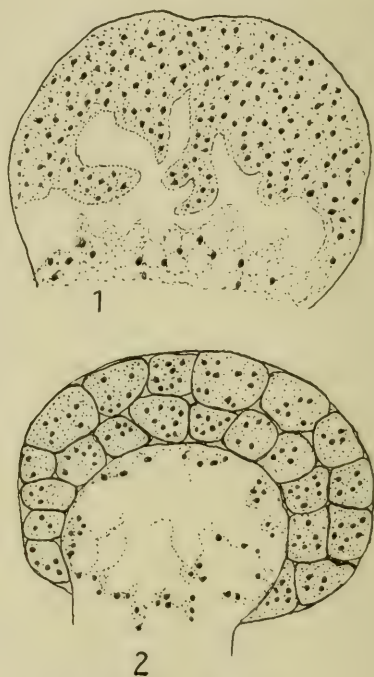


Fig. 81. Formation des spores dans le
sporange de *Sporodinia grandis*. 1 Déli-
mitation de spores par évaginations des
vacuoles. 2 Spores délimitées
(d'après Harper).

Entomophthora sont tantôt uninucléées, tantôt plurinucléées. Dans le genre *Delacroixia*, Gallaud (2) a observé des conidies plurinucléées. Dans le genre *Empusa*, Olive (2 et 3) montre que les conidiophores offrent toujours plusieurs noyaux; quant aux conidies, tantôt elles ont plusieurs noyaux (fig. 80), tantôt elles n'en renferment qu'un seul. C'est le cas des conidies d'*E. Americana*, *sciarae*, *Aphidis* et *Culicis*. Dans l'*E. sciarae*, le nombre des noyaux peut aller jusqu'à 18. Dans *E. Culicis* Olive trouve 2 à 3 noyaux dans les conidiophores et autant dans les conidies. Cependant celles-ci peuvent ne contenir

qu'un seul noyau, lorsqu'il se forme plusieurs conidies sur un même conidiophore.

g) Mucorinées. — On doit à Harper (17) une intéressante étude sur la formation des spores dans le sporange des Mucorinées. La délimitation des spores s'opère, selon cet auteur, aux dépens des vacuoles, par une série d'évaginations qui, en se soudant, finissent par constituer des cercles complets, divisant le cytoplasme en un grand nombre de petites boucles multinucléées qui deviennent des spores (fig. 81). Tout le cytoplasme est donc employé à la formation des spores et il ne peut exister d'épiplasma. La formation des spores s'effectue donc ici par un mode très différent de celui qu'on constate dans les asques.

C. Conidies des Ascomycètes et Basidiomycètes. — Les recherches de Guégen, Dangeard et Fraser et Chambers ont fait connaître d'un manière très précise les processus cytologiques de la formation des têtes fructifères et des conidies des genres *Penicillium*, *Aspergillus*, *Eurotium* et *Sterigmatocystis*.

Dans *Pen. glaucum*, les conidiophores renferment, selon Guégen (1), des articles plurinucléés. Les stérigmates se développent comme un bourgeon dans lequel s'engage un seul de ces noyaux. Celui-ci, une fois introduit dans le stérigmate se divise en deux noyaux-fils; l'un se place à la partie inférieure du stérigmate, l'autre dans la région supérieure; ce dernier émigre dans la conidie qui est uninucléée. Pendant ce temps, le noyau inférieur du stérigmate se divise une seconde fois en vue de la formation d'une seconde conidie. Le phénomène se répète ainsi pendant la durée de la formation des chaînes conidiennes.

Dangeard (10) décrit des phénomènes analogues dans *Pen. crustaceum*. Seulement ici le nombre des noyaux se réduit à l'unité dans les rameaux fructifères: Les cellules des branches qui se forment les pinceaux n'ont qu'un seul noyau situé au centre (fig. 81, 1), qui se divise au moment de la formation de chaque conidie.

Dans les *Aspergillus flavus*, *fumigatus* et *clavatus*, les pédicelles des conidiophores possèdent, d'après Dangeard, de très nombreux noyaux, tandis que les stérigmates n'en ont qu'un seul. Les stérigmates se renflent à leur sommet en une petite sphère pendant que leur noyau se divise; l'un des noyaux ainsi formés passe dans la sphère qui s'isole par une cloison et devient une conidie; le phénomène recommence à chaque formation de conidie (fig. 81, 2).

Au contraire, Dangeard, puis plus récemment Fraser et Chambers, observé des phénomènes différents dans l'*Eurotium herbararium*. Ici le pédicelle renferme encore de nombreux noyaux, mais les stérigmates, au lieu de ne posséder qu'un seul noyau, en ont 3 à 6. Les stérigmates produisent à leur extrémité une pointe qui se renfle en

conidie pourvue de 3 à 4 noyaux. Les noyaux des stérigmates se divisent à chaque formation de conidie (fig. 81, 3).

Le genre *Sterigmatocystis* a été l'objet de recherches de Guégen (1) et Dangeard (10). Dans le *St. ochracea*, l'ampoule fructifère renferme,

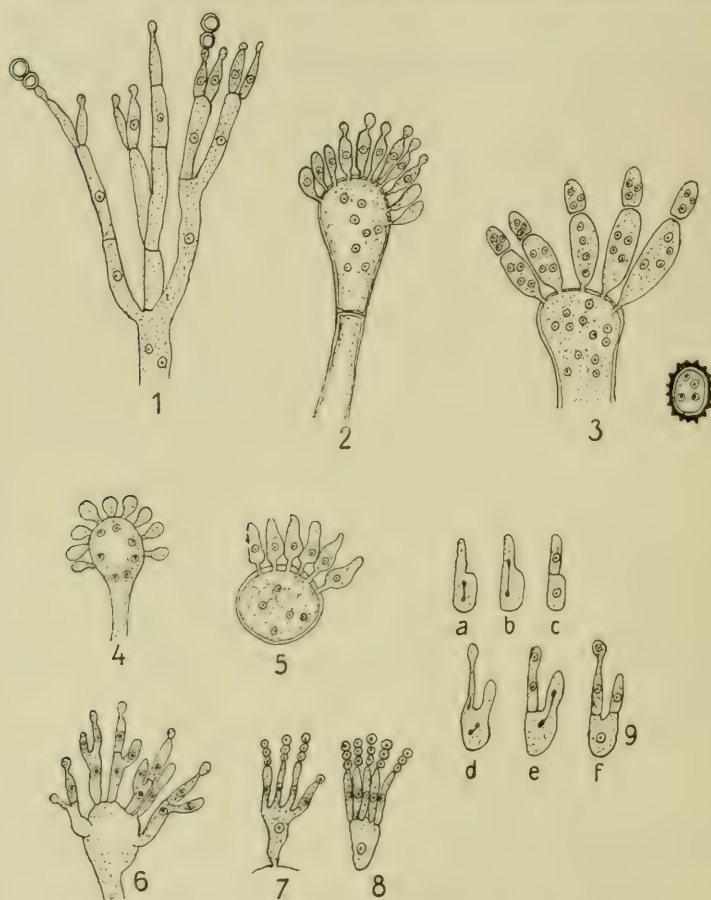


Fig. 82. 1 Conidiophore de *Penicillium crustaceum*, en voie de bourgeonnement. 2 Conidiophore d'*Aspergillus fumigatus*. 3 Conidiophore d'*Eurotium herbariorum* et, à droite, une conidie adulte. 4 à 9 Conidiophores de *Sterigmatocystis ochracea*. 4 et 5 Début de formation d'un conidiophore: 6 mode de développement des stérigmates secondaires sur le stérigmate primaire. 7 début du développement des stérigmates secondaires. 8 et 9 formation des conidies sur les stérigmates secondaires (d'après Dangeard).

d'après Dangeard, un grand nombre de noyaux: elle donne naissance à une série de bourgeons dans chacun desquels s'introduit un seul noyau. Chaque bourgeon prend la forme d'une poire dont la pointe est tournée vers le haut (fig. 82, 4 à 9). La pointe s'allonge en un rameau, tandis que

le noyau subit une division: l'un des noyaux formés par cette division passe dans le rameau et se rend au voisinage du sommet. Le second reste dans la partie basale et se divise de nouveau, tandis qu'un second rameau se forme latéralement à côté du premier. Ce deuxième rameau reçoit un noyau. A chaque division du noyau du bourgeon correspond la production d'un nouveau rameau uninucléé qui s'ajoute aux autres. Chacun d'eux donne naissance aux conidies: ils se renflent à leur extrémité en un petit bourgeon sphérique à l'intérieur duquel passe un noyau. Un second bourgeon se forme au-dessous et ainsi de suite. A chaque bourgeonnement s'effectue une division du noyau du rameau, l'un des noyaux-fils passe dans la conidie, tandis que le second entre de nouveau en division pour le bourgeonnement suivant (fig. 81, 4 à 9). Des processus analogues ont été observés par Guégen dans le *St. auricoma*.

Dans le *Ster. nigra*, Dangeard a montré au contraire que tantôt les stérigmates et les conidies sont plurinucléées comme dans l'*Eur. herbariorum*, tantôt ils sont uninucléées comme dans les *St. auricoma*.

La formation des sporidies dans le *Botrytis cinerea*, a été suivie par Beauverie et par nous: Chaque cellule-mère offre un noyau, les stérigmates et les sporidies sont également uninucléées.

On doit à Dangeard (10) une étude récente sur la formation des conidies de *Monascus Barkeri* et *purpureus*. Elles sont tantôt terminales, tantôt intercalaires. Elles sont formées par des rameaux plurinucléés qui se renflent en ampoules et s'isolent par une cloison. Le phénomène se répète pour former des chaînettes de 3 à 4 conidies, rarement une dizaine. Les conidies offrent 3 à 4 noyaux.

Les processus cytologiques de la formation des oïdies des Erysiphacées son aujourd'hui bien connus grâce aux recherches de Dangeard (4) et de Foex (1).

Dangeard a observé la formation des oïdies dans *Sphaerotheca Humuli*. Dans cette espèce, les conidiophores sont des rameaux qui se dressent perpendiculairement au thalle et découpent une chaîne de conidies. Le jeune rameau se sépare du thalle par une cloison basilaire. Cette cloison délimite une cellule allongée, à un seul noyau. Ce dernier subit une mitose, puis une cloison, transverse sépare deux cellules uninucléées. La cellule inférieure reste stérile, tandis que la cellule supérieure devient la cellule-mère des oïdies. La cellule-mère se divise en deux nouvelles cellules dont la supérieure devient une oïdie, tandis que l'inférieure reste une cellule-mère et le phénomène se répète un grand nombre de fois aboutissant à la formation d'une longue chaîne d'oïdies.

On doit à Foex une étude plus récente sur la formation des oïdies dans un grand nombre d'espèces d'Erysiphacées. Cet auteur décrit plusieurs types de formation d'oïdies:

1° Dans l'*Erysiphe graminis* et plusieurs autres espèces, un renflement hémisphérique apparaît à la face supérieure d'un filament mycélien et au voisinage d'un noyau qui ne tarde pas à se diviser par mitose: l'un des noyaux — fils pénètre alors dans la vésicule qu'une membrane limite bientôt du côté du filament. Une papille se dessine ensuite au sommet du renflement et s'allonge en un tube. Le noyau subit une mitose: l'un des noyaux-fils s'introduit dans le tube, tandis que l'autre reste dans la partie renflée de la cellule. Une cloison apparaît bientôt séparant du tube la partie renflée, puis une nouvelle mitose s'effectue dans le noyau du tube et sépare deux cellules qui ne tardent pas à se diviser chacune pour produire 4 oïdies. La cellule renflée de la partie inférieure forme de nouveau un tube au dessous de la chaîne conidienne et ce tube fournit bientôt 4 nouvelles oïdies. Le phénomène se répète de la même manière un grand nombre de fois.

2° Dans l'*Erysiphe Polygoni* et plusieurs autres, les oïdies se forment selon le processus décrit par Dangeard dans *Sphaerotheca Humuli*.

3° Dans *Phyllactinia Corylea*, espèce endophyte, le conidiophore très allongé, ne présente qu'une seule conidie à un seul noyau laquelle est portée par une file de cellules uninucléées, très grêle dans sa partie inférieure et un peu plus épaisse dans sa portion supérieure. La formation du conidiophore n'a pas été suivi.

4° Dans *Oidiopsis taurica*, le conidiophore prend naissance à l'extrémité d'un hyphes endophytique dont la partie terminale apparaît à travers l'ostiole du stomate de la plante hôte. Il est formé d'une file de minces cellules uninucléées, et se ramifie fréquemment: chaque extrémité de rameau donne naissance à une conidie à un seul noyau.

Foex (1) a observé également la formation des oïdies dans l'*Oidium alphitoides*. Dans cette espèce, un rameau apparaît à la face supérieure d'un filament au-dessus d'un noyau qui ne tarde pas à se diviser. Un des noyaux-fils s'introduit dans le rameau et s'y divise: le rameau se divise alors en deux cellules dont la supérieure se transforme en oïdie.

Les recherches de Dangeard (10) et les nôtres (18) ont fait connaître les processus cyologiques qui accompagnent la formation des oïdies dans les *Endomyces*. Dans l'*End. decipiens* Dangeard a constaté que le mycélium est toujours formé d'articles uninucléés et que les oïdies renferment également un seul noyau.

Au contraire dans l'*End. Magnusii*, le mycélium est généralement composé d'articles multinucléés, néanmoins le nombre des noyaux montre cependant parfois une tendance à passer à l'unité. De même les oïdies sont presque toujours multinucléées, mais elles peuvent être aussi uninucléées dans quelques cas.

Il résulte en outre de nos recherches que les oïdies peuvent, une fois détachées du mycélium, continuer à s'accroître et à se diviser transversalement comme une cellule de *Schizosaccharomyces*. Elles sont donc morphologiquement comparables à des levures du type *Schizosaccharomyces*. Cependant cytologiquement, elles se distinguent de ces dernières par leur structure souvent multinucléées.

La formation des conidies et des diverses spores des Basidiomycètes a été observée par Dangeard, Sappin-Trouffy, Maire, Olive, etc... Nous avons déjà signalé les principaux résultats de ces recherches à propos de la sexualité et nous n'y reviendrons pas ici.

VI. Conclusion.

On peut juger par ce long exposé des progrès considérables qui ont été réalisés dans ces quinze dernières années dans l'étude de la cytologie des Champignons.

La cytologie a été observée dans presque tous les groupes et les recherches de de Lagerheim sur les Monoblépharidées, de Faull sur les Laboulbéniciacées et de Olive sur les Entomophthorées ont fait connaître la structure de ces différents groupes qui jusqu'ici était restée inconnue ou très obscure. Enfin, grâce à des travaux récents, la question du noyau des levures, controversée pendant si longtemps, est maintenant définitivement résolue.

Mais la plupart des recherches ont été orientées du côté de la sexualité. Il y avait là un vaste champs d'exploration. Les recherches poursuivies depuis une quinzaine d'années sur ce sujet ont été fécondes en résultats et ont donné lieu à des découvertes très importantes et parfois inattendues qui ne sont pas sans heurter beaucoup des idées régnantes sur la signification de la fécondation qui apparaît comme de plus en plus mystérieuse.

Tout d'abord, elles ont montré que la sexualité apparaît comme un phénomène presque général chez les Champignons; on ne connaît pas de groupe où elle ne soit représentée. La sexualité des Phycomycètes est maintenant très connue: seule celle des Mucorinées laisse encore quelques obscurités.

D'autre part, grâce à l'impulsion donnée par les travaux de Dangeard et Harper, la sexualité est maintenant démontrée chez les Champignons supérieurs qui avaient été si longtemps considérés comme dépourvus de manifestation sexuelle, et, si les avis diffèrent encore sur son interprétation, personne ne songe plus à nier son

existence. Seulement, cette sexualité est en voie de rétrogradation, ce qui fait qu'elle a exigé pour être mise en évidence de patients efforts et toutes les ressources de la technique cytologique moderne. Les Ascomycètes et les Basidiomycètes montrent en effet, avec quelques exemples de fécondation typique conservée dans les représentants les plus archaïques de ces groupes, toutes une série de processus de rétrogradation connus sous le nom de parthénogamie et de pseudogamie, aboutissant finalement à la parthénogénèse ou à l'apogamie, ce qui semble indiquer que ces deux groupes sont en voie de perdre leur sexualité.

Enfin les recherches sur la sexualité du *Basidiobolus*, des Saccharomycétacées et des Endomycétacées, ont montré la fréquence des phénomènes automixiques, même dans des cas où la sexualité ne manifeste pas de signes de rétrogradation, ce qui complique beaucoup le problème de la signification de la sexualité.

Pour contre, phénomènes cytologiques de la sécrétion et des constituants du cytoplasme ont été peu étudiée. Les mitochondries n'ont été encore l'objet d'aucune étude précise. Il reste là un vaste champs d'études. C'est dans cette voie qu'il faut souhaiter que les recherches s'orientent désormais, sans toutefois que l'étude de la sexualité qui laisse encore beaucoup d'obscurités ne soit négligée.

Index Bibliographique.

- Arnaud, G.**, Sur la cytologie du *Capnodium meridionale* et du mycélium des Fumigines. C. R. Ac. Sciences 1912.
- Bachman**, A new Type of Spermogonien and Fertilization in *Collema*. Ann. of Botany, T. XXVI, 1912.
- Bambeke (van)** (1), Le mycélium de *Lepiota meleagris*. Ac. des Sciences de Bruxelles 1901.
- (2), Sur la présence des cristalloïdes chez les Autobasidiomycètes. Bull. Ac. Sc. de Belgique 1902.
- (3), Sur l'év. nucléaire et la sporul. chez *Hydnangium carneum*. Mém. de l'Ac. des Sciences de Bruxelles, T. LIV, 1903.
- (4), La relation du mycélium avec le corpophore chez *Ityphallus impudicus* et *Mutinus caninus*. Ac. des Sciences de Bruxelles 1910.
- Barker** (1), A conjugating „Yast“ Proceedings of the Royal Society. 9 Juillet 1911.
- (2), Sexual spore formation among the Saccharomycetes. Journ. of the Federated Institutes of Brewing, T. VIII, 1902.
- (3), The Morph. an dev. of the ascocarp in *Monascus*. Ann. of Botany 1903.
- (4), The dev. of the ascocarp in *Rhyparobius*. Rep. British. A. A. S. Southport 1903.
- (5), Further observ. of the ascocarp of *Rhyparobius* 26. Cambridge 1904.

- Baum**, Über Zellteilungen in Pilzhypen. Inaug. Diss. d. Universität Basel, 1900.
- Baur** (1), Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Ber. d. d. Bot. Gesell. 1898.
- (2), Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenapothecien. Flora 1901.
- (3), Über Anlage und Entwicklung der Flechtenapothecien. Flora 1901.
- (4), Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1904.
- Beauverie** (1), Étude cytol. sur le *Merilius lacrymans*. Rev. g. de Bot., T. XXI, 1909.
- (2), Les Champignons dits *Ambrosia*. Ann. Sc. nat. Botanique. 1911.
- (3), L'hypothèse du mycoplasma et les corpuscules métachromatiques. C. R. Ac. des Sciences, et Soc. de Biologie, 1911.
- Beauverie et Guilliermond**, Étude sur la struct. de *Botrytis cinerea*. Centr. f. Bakt., T. X, 1903.
- Berlese**, Über die Befruchtung und Entwicklung des Oosphäre bei den Peronosporéen. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI, 1897.
- Bernard, N.**, Réponse à M. Dangeard. C. R. du Congrès de l'Ass. p. l'Av. des Sciences. Brest 1905.
- Blackman**, On the fertilization, alternation of generations, and general cytology of the Uredinae. Ann. of Bot., T. 18, 1904.
- Blackman et Fraser** (1), Fertilization in *Sphaerotheca*. Ann. of Botany, T. 19, 1905.
- (2), Further studies on the Sexuality of the Uredinae. Ann. of Botany, T. 20, 1906.
- (3), On the sexuality and develop. of the ascocarp of *Humaria granulata*. Proc. Roy. Society. T. LXXVI, 1906.
- Blakeslee**, Sexual Repr. of the Mucorineae. Proc. of the Amer. Ac. of Arts and Sc., 1904.
- Bouin**, Contr. à l'étude du noyau des levures. Arch. d'an. microsc., T. I, 1897.
- Brooks**, The devel. of *Gnomonia erythrostoma*. Ann. Botan., T. 24, 1910.
- Brown, W. H.** (1), Nuclear phenomena in *Pyronema confluens*. John Hopkin's Univ. circul., No. 6, 1909.
- (2), The development of the ascocarp of *Leotia*. Bot. Gaz., T. 50, 1910.
- (3), The devel. of the ascocarp of *Lachnea scutellata*. Bot. Gaz., T. 52, 1911.
- Buchholtz**, Über die Befruchtung von *Endogone lactiflua*. Ann. mycol., T. 9, 1911.
- Burgeff**, Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena 1909.
- Carruthers**, Contributions to the cytology of *Helvella crispa*. Ann. of Botany, T. 25, 1911.
- Cavara**, Osserv. citologiche sulle *Entomophthora*. Nuovo Giorn. bot. ital. (Nova Serie) VI, 1899.
- Chatton et Picard**, Contr. à l'étude systém. et biol. des Laboulbeniacées. Bull. soc. myc. de France, T. 25, 1909.
- Christman** (1), Sexual reproduction of the rusts. Bot. Gaz., T. 39, 1905.
- (2), Trans. Wisconsin Akad. Science, T. 15, 1907.
- (3), Bot. Gaz., T. 44, 1907.
- Claussen** (1), Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Boudiera. Bot. Zeitg. T. 68, 1905.
- (2), Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 25, 1907.
- (3), Über Entwicklung und Befruchtung von *Saprolegnia monoica*. Festschr. d. d. Bot. Ges., T. 26, 1908.
- (4), Zur Entwicklungsgeschichte des Ascomyceten *Pyronoma confluens*. Zeitschrift für Botanik, 1912.
- Cutting**, On the sexuality and development of the ascocarp in *Ascöphanus carneus*. Ann. of Botany, T. 23, 1909.

- Dale* (1), Observations on Gymnoascaceae. Ann. of Bot., T. 17, 1903.
 — (2), On the morphology and cytology of *Aspergillus repens*. Ann. mycol., T. 7, 1909.
- Dangeard* (1), Rech. histol. sur la famille des Ustilaginées. Le Botaniste, 3^e série, 1894.
 — (2), La reproduction sex. des Ascomycètes. Le Botaniste 4^e série, 1894.
 — (3), Mém. sur la repr. sex. des Basidiomycètes. Le Botaniste, 4^e série, 1895.
 — (4), Second mémoire sur la repr. sex. des Ascomycètes. Le Botaniste, 2^e série, 1897.
 — (5), Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique. Le Botaniste, 1900.
 — (6), Struct. et communications protoplasm. dans le *Bactridium flavum*. Le Botaniste, 7^e série, 1900.
 — (7), Notice sur la struct. du sporange de *Cyst. Tragopogonis*. Le Botaniste, 7^e série 1901.
 — (8), Rech. sur la struct. du *Polyphagus Euglenae* et sa repr. sexuelle. Le Botaniste, 7^e série, 1901.
 — (9), Rech. sur le dével. du périthèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste, 9^e série, 1903.
 — (10), Rech. sur le dev. du périthèce chez les Ascomycètes (suite). Le Botaniste, 10^e série, 1907.
 — (11), Etude sus la str. des org. inférieurs. Le Botaniste, 11^e série, 1910.
- Dangeard et Sappin-Trouffy*, La pseudo-fécondation chez des Urédinées.
- Dangeard et Léger* (1), Rech. sur la structure des Mucorinées. Le Botaniste, 4^e série 1894.
- Darbishire* (1), Über die Apothecientw. der Flechte. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 34, 1899.
 — (2), Über die Apothecientw. der Flechte. Jahrb. f. wiss. Bot. 1899.
- Davis* (1), The fertilization of *Albugo candida*. Bot. Gaz., T. XXIX, 1900.
 — (2) Oogenesis in *Saprolegnia*. Bot. Gaz., T. XXXV, 1903.
 — (3), Fertilization in the Saproleginales. Bot. Gaz., T. XXXIX, 1905.
- Dittrich*, Zur Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. Beitr. z. Biol. d. Pflanz., T. 8, 1898.
- Dittschlag*, Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Puccinia Faeariae*. Centr. f. Bakter., T. 2, 1910.
- Eidam*, *Basidiobolus*, eine neue Gattung der Entomophthoracen. Beitr. zur Biol. Pflanz., 1884.
- Eriksson*, Der Malvenrost. Kingl. Svenska Vetenskap. Handlingar, T. 47, 1911.
- Eriksson et Tischler*, Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze. Kungl. svenska Vetenskap. Handlingar, No. 6, 1904.
- Errera*, L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des Végétaux. Thèse de l'Univ. de Bruxelles, 1882.
- Faull* (1), Dév. de l'asque et form. des spores chez les Ascomycètes. Proc. Boston Soc. of Natural History, 1905.
 — (2), The cytology of Laboulbeniae. Ann. of Botany, L. 27, 1911.
 — (3), The cytology of Laboulbeniae. *Chaetophora* and *L. Gyrinidarum*. Ann. of Botany, T. 26, 1912.
- Fauré-Fremiet*, Etudes sur les mitochondries des Protozoaires, Arch. d'anat. micros. 1910.
- Federley*, Die Copulation der Conidien bei *Ustilago Tragopogi pratensis*. Opversigt of Finska Ktenskap Socedentens Förhandlingar, T. XI, 1903.
- Feinberg*, Über den Bau der Hefenzellen. Ber. d. d. Bot. Ges., T. XX, 1902.
- Fisch*, Über die Pilzgattung *Ascomyces*. Prot. Zeitg. 1885.

- Flairchild*, Über Kernteilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum*. Jahrb. f. wiss. Bot., T. XXX, 1897.
- Foex* (1), Les conidiophores des Erysiphacées. De la présence de deux sortes de conidiophores chez *Oidiopsis taurica*, *Oidium alphitoides*. Miscellanées, Montpellier, Coulon, édit., 1912.
- (2), Les Fibrinkörpers de Zopf et leurs relations avec les corpuscules métachromatique. C. R. Ac. Sciences, 1912.
- Fraser* (1), On the sexuality and development of the ascocarp in *Lachnea stercorea*. Ann. of Bot., T. 21, 1907.
- (2), Contribution to the cytology of *Humaria rutilans*. Ann. of Bot., T. 22, 1908.
- Fraser et Brooks*, Further studies on the cytology of the ascus. Ann. of Bot., T. 23, 1909.
- Fraser et Chambers*, The morphology of *Aspergillus herbariorum*. Ann. mycol., T. 5, 1907.
- Fraser et Welsford*, Further Contributions to the cytology of the Ascomycetes, T. 22, 1908.
- Fries, R. E.* (1), *Basidiobolus myxophilus*. Bih. till. K. Sv. Vet. Akad. Handlingar, T. XXV, 1899.
- (2), Zur Kenntnis der Cytologie von *Hygrophorus conicus*. Svensk. Bot. Tidskr., 1911.
- (3), Über die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von *Nidularia*. Zeitschr. f. Bot., T. 3, 1911.
- Fromme, D. T.*, Sexual fusion and spore devel. of the Flax Rust. Contr. From the Depart. of Botany of Columbia University, si^o 253, 1912.
- Fuhrmann*, Die Kernteilung von *S. ellipsoideus* bei der Sproßbildung. Centr. f. Bakt., 1905.
- Funfstück*, Der gegenwärtige Stand der Flechtenkunde. Ber. d. d. Bot. Ges., 1902.
- Gallaud* (1), Rech. sur les Mycorhizes. Rev. g. Botanique, 1903.
- (2), Étude sur une Entomophthorée saprophyte. Ann. des Sciences naturelles, 1905.
- Grüber*, (1) Über das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporien von *Sporodinia grandis*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. XIX, 1901.
- (2) Einige Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei *Zygorhynchus Malleri*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 30, 1912.
- Guégen* (1), Rech. sur les org., mycéliens des solut. pharm. Bull. Soc. myc. de France, 1899.
- (2), Sur un nouvel organe différencié du thalle des Mucorinées. C. R. Ac. Sciences, T. 152, 1911.
- Guilliermond* (1), Étude sur le dév. et la struct. de l'*Oidium lactis*. Rev. g. de Bot., 1900.
- (2), Rech. hist. sur qq. Champignons infér. C. R. Ac. Sc., 21 Janvier 1901.
- (3), Rech. hist. sur la spor. des levures. C. R. Ac. Sc., 13 Mai 1901.
- (4), Rech. sur la spor. des Schizosaccharomycètes. C. R. Ac. Sc., 22 Juillet 1901.
- (5), Consider sur la sexualité de certaines levures. C. R. Ac. Sciences, 23 Oct. 1901.
- (6), Recherches cytol. sur les levures. These de doctorat ès Sciences de Paris, 1902 (Résumé dans la Rev. gén. de Bot., 1903).
- (7), Recherches, cytologiques sur la germination des spores chez le *S. Ludwigii*. Bull. Soc. myc. de France, 1902.
- (8), Contr. à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes et rech. sur les corp. méta-chromatiques. Ann. mycologici, 1903.
- (9), Le noyau de la levures. Annales mycologici, T. 11, 1904.
- (10), Contr. à l'étude de la form. des asques et de l'épipl. des Ascomycètes. Rev. g. de Bot., T. 16, 1904.
- (11), Rech. sur la karyok. chez les Ascomycètes. Rev. g. de Bot., T. 16, 1904.

- Guilliermond** (12), Rem. sur la karyok. des Ascomycètes. Ann. mycologici, T. 3, 1905.
- (13), Rech. sur la germination des spores et sur la conjugaison chez les levures. Rev. g. de Bot 1905.
- (14), Les corpuscules métachromatiques on grains de volutine. Bull. Inst. Pasteur, 1906.
- (15), Sur un curieux exemple de parthénogénèse observé dans une levure. C. R. Soc. Biol. de Paris, 1910.
- (16), A propos des corpuscules métachromatiques on grains de volutine. Arch. f. Protistenkunde, 1910.
- (17), Sur un exempl. de copul. hétérogamique observé dans une levures. C. R. S. Biol., T. 70, 1911.
- (18), Rech. cytol. et taxon. sur les Endomycétacées. Rev.g. de Bot., T. 21, 1909.
- (19), La sexualité chez les Champignons. Bull. scient. de France et de Belgique, 1910.
- (20), Remarques critiques sur différentes publications parues récemment sur la cytologie des levures et quelques observations nouvelles sur la structure de ces Champignons. Centr. f. Bakt., T. 26, 1910.
- (21), Nouvelles recherches sur la cytologie des levures. C. R. Ac. Sc., Paris, 1910.
- (22), Sur la reproduction de *Debaryomyces globosus*. C. R. Ac. Sciences, 1911.
- (23), Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes et nouvelles recherches sur les mitoses des asques. Rev. g. d. Bot. 1911.
- (24), Sur les mitochondries des cellules végétales. C. R. Ac. des Sciences, 1911.
- (25), Nouvelles observ. sur la sex. des levures. Arch. f. Protist., 1912.
- Harper, R. A.** (1), Die Entwicklung des Peritheciums bei *Spherotheca Castagnei*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 13, 1895.
- (2), Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1895.
- (3), Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 29, 1896.
- (4), Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 30. 1897.
- (5), Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts. Trans. of the Wisconsin Acad., T. 12, 1899.
- (6), Div. in sporangia and asci. Ann. of Botany, T. XIII, 1899.
- (7), Sexual Reproduction in *Pyronema confluens*. Annals of Botany, T. XIV, 1900.
- (8), Binucleate cells in certain Hymenomycetes. Bot. Gaz., T. XXXII, 1902.
- (9), Sexual reprod. and the organisation of the nucleus in certain Mildew. Publ. the Carnegie Institution of Washington 1905.
- Harper et Holden**, Nuclear divisions and nuclear fusion in *Colaeosporium Souchei-arsensis*. Trans. Wisconsin Ac. of Sciences Arts and Letters, T. XIV, 1903.
- Hartmann** (1), Autogamie bei Protisten und ihre Befruchtungsprobleme. Arch. f. Protistenkunde. 1909.
- (2), Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena 1910.
- Hartog** (1), The cytology of *Saprolegnia*. Trans. Irish. Ac., T. XXX, 1895.
- (2), The alleged fertilization in the Saprolegniales. Ann. of Bot., T. XIII, 1899.
- (3), On the cyt. of the veget. and reproduction organs of the *Saprolegnia*. Ann. of Bot., T. XIII, 1899.
- Henneberg**, Morph.-physiol. Untersuchungen über das Innere der Hefezellen. Wochenschr. f. Brauerei, 1912.
- Hoffmeister**, Zum Nachweise des Zellkernes bei *Saccharomyces*. Sitzungsber. d. naturw. Ges. 1900.

- Hoffmann A. W. H.**, Zur Entwicklungsgeschichte von *Endophyllum Sempervivi*. Centr. f. Bakter. T. 32, 1911.
- Ikeno** (1), Die Sporenbildung der *Taphrina*-Arten. Flora 1901 et 1903.
- (2), Über die Sporenb. und syst. Stell. von *Monascus purpureus*. Ber. d. d. Bot. Gen., T. XXI, 1903.
- Istwanfi (von)**, Über die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze. Ber. d. d. Bot. Ges. 1895.
- Janssens et Leblanc**, Rech. cyt. sur la cellule de levure. La cellule, T. XIV, 1898.
- Janssens et Mertens**, Étude micr. et cyt. d'une *Torula rose*. La cellule 1903.
- Janssens**, A propos du noyau de la levure. La cellule 1903.
- Jolivet**, Spore formation in *Geoglossum*. Trans. Wisconsin Acad. Sc. Arts and Letters, T. 16, 1911.
- Juel** (1), *Muciporus* und die Familie der Tremellaceen. Bihang till Svenska Vet. Acad. Handl., T. XXIII, 1897.
- (2), Die Kernteilung in den Basidiomyceten und die Phylogenie der Basidiomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., T. XXXII, 1898.
- (3), Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*. Flora, T. 91, 1902.
- (4), *Taphridium*, eine neue Gattung der Protomycetaceen. Bihang Till. K. SV. Vet. Acad. Handl. 27. 1901—1902.
- Kasanowsky**, *Aphanomyces laevis*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 29, 1911.
- Klebs**, Zur Physiol. der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., T. XXXII, 1898.
- Kniep, H.**, Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea*. Zeitschr. f. Bot. T. 3, 1911.
- Knoll**, Unters. über den Bau u. die Funktion der Cystiden. Jahrb. f. wiss. Bot. T. 50, 1912.
- Kohl**, Die Hefepilze. Leipzig 1908.
- Krüger**, Beitrag zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Albugo candida* und *Peronospora Ficariae*. Centr. f. Bakter, T. 27, 1910.
- Kruis K. et Rayman B.**, Des noyaux des Bactéries. Ac. des Sc. de Bohême 1903.
- Kurssanow**, Zur Sexualität der Rostpilze. Zeitschr. Botan., T. 2, 1910.
- Kuyper**, Die Perithezien-Entwicklung von *Monascus purpureus* et *M. Barkeri*, Ann. mycologici 1905.
- Lagarde**, Contribution à l'étude des Discomycètes charnus. Ann. mycologici, 1906.
- Largerheim von**, Unters. über Monoblepharideen. Bih. till K. Svenska Vet. Acad. Handl., T. 25, 1900.
- Léger (M.)**, Recherches sur la structure des Mucorinées. Thèse de doctorat és Sciences de la Sorbonne, 1895.
- Lendner A.**, Les Mucorinées de la Suisse. Berne 1908.
- Lewis**, The devel. of the spores in *Pleurago zygospora*. Bot. Gaz., T. 51, 1911.
- Lindau**, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Handbuch der technischen Mykologie, Lafar. G. Fischer, 1905.
- Lotsy**, Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena, Fischer, 1907.
- Löwenthal**, Beiträge zur Kenntnis des *Basidiobolus lacertae*. Arch. f. Protistenkunde, 1903.
- Lutman B. S.**, Some contributions to the life history and cytology of the smuts. Trans. Wisconsin Acad. sc. arts and letters. T. 6, 1911.
- Mac Cubbin**, Development of the Helvellinae: *Helvella elastica*. Bot. Gaz., T. 49, 1910.
- Maire** (1), Note sur le dév. saprophytique et sur la struct. cyt., des sporidies-levures chez l'*Ustilago Maydis*. Bull. Soc. myc. de France, T. 14, 1898.

- Maire* (2), Rech. cyt. sur les Basidiomycètes. Bull. Soc. myc. de France 1902.
- (3), Rem. cytol. sur le *Botryosporium Pulchellum*. Ann. mycologici, T. 1, 1903.
- (4), Rech. cyt. sur qq. Ascomycètes. Annales mycologici 1905.
- (5), Sur la signif. des protochromosomes dans les Basidiomycètes. C. R. Soc. Biol. 1905.
- (6), La Urédinées. Progressus rei Botanicae 1910.
- (7), Mycologisches Centralblatt, T. 1, 1912, p. 214.
- Mangin* (1), Sur la const. de la membrane des végétaux. C. R. Ac. Sciences. 1888 à 1893 et Journal de Bot. 1893—1899.
- (2), Obs. sur la const. de la membr. chez les Champignons. C. R. Ac. Sc., T. CVII, 1893.
- (5), Observ. sur la membrane des Mucorinées. Journ. de Botanique 1899.
- Marpmann*, Über Hefen und über den Zellkern bei Saccharomyceten. Centr. f. Bak. T. X, 1902.
- Marchand, H.*, La conjugaison des spores chez les levures. C. R. Soc. de Biologie, 1912 et Rev. gén. de Botanique 1913.
- Massart*, Considér. théor. sur l'origine polyphylétique des modes d'alimentation, de la sexualité et de la mortalité chez les organismes inférieurs. Bull. du Jard. Bot. de Bruxelles, 1905.
- Massee*, Ann. of Bot. 1905.
- Matruchot*, Sur une structure particulière du protoplasme chez une Mucorinée. Rev. g. de Bot. 1900.
- Matruchot et Molliard*, Influence de la ferment. propre sur les cellules végétales. Rev. g. de Bot. 1902.
- Meigen et Spreng*, Über die Kohlehydrate der Hefe. Zeitschr. phys. Chemie, T. LV, 1908.
- A. Meyer* (1), Die Plasmattenbindung, die Fusionen der Pilze der Floriden. Bot. Zeitung 1902.
- (2), Orientierende Unters. über Verbreitung, Morpl. und Chemie des Volutins. Bot. Zeitung, T. LXII, 1904.
- Miyake*, The fertilization of *Pythium de Baryanum*. Ann. of Botany 1901.
- Moeller*, Mitteilungen über den Zellkern d. Hefen. Centr. f. Bakt. 1893.
- Moreau* (Mme), Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée. Bull. Soc. myc. de France, 1911.
- Moreau* (1), Première note sur les Mucorinées. Bull. Soc. myc. de France, 1911.
- (2), Deuxième note sur les Mucorinées. Bull. Soc. myc. de France, 1911.
- (3), Les phénomènes intimes de la repr. sex. chez quelques Mucorinées hétérogames. Bull. Soc. Bot. de France, T. XI, 1911.
- (4), Sur la reprod. sexuelle de *Zyg. Moelleri*. Soc. de Biol., 1912.
- (5), Sur une nouvelle Mucorinée hétérogame: *Zyg. Dangeardi*. Bull. Soc. Botan. de France, T. 59, 1912.
- Nadson et Konokotine, Guilliermondia*, un nouveau genre de la fam. des Saccharomycetes à copul. hétérogamique. Trav. des trav. de l'Ec. sup. de méd. des femmes de St. Pétersbourg, T. 3, 1910.
- Nadson*, Sur la sex. et la phylogénie des levures. Trav. des trav. de l'Ec. sup. de méd. des femmes de St. Pétersbourg 1912.
- Namyslowski*, Bull. Ac. Sc. de Cracovie, 1910.
- Nichols*, The nature and origin of the binucleate cells in some Basidiomycetes. Trans. of the Wisconsin Ac. of Sciences, 1904.
- Nienburg, W.*, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. Flora, T. 98, 1807.
- Olive* (1), The morph. of *Monascus purpureus*. The Bot. Gaz. 1905.
- (2), Cytolog. studies on the Entomophthoraceae. Bot. Gaz. 1906.

- Olive* (3), Nuclear and Cell division of *Empusa*. Bot. Gaz. 1906.
- (4), Cell and nuclear division in *Basidiobolus*. Ann. mycologici.
- Ottolenghi, D.*, Über die feinere Struktur der Hefen. Centr. f. Bakt., T. XXV, 1899.
- Overton*, The morph. of the ascocarp and spore formation in the many spored of *Thecotheus Pelletieri*. The Bot. Gaz. 1906.
- Pavillard* (1), Protistologie végétale. Progressus rei Botanicae, 1900.
- (2), Remarques sur l'év. des Urédinées. Soc. mycol. T. XXVIII, 1912.
- Pénau* (1), Contr. à la cytol. de qq. microorganismes. Thèse de doct. ès Sciences de la Sorbonne, 1911.
- , La cytologie de *Sporotrichum Beurmani*. Soc. d. Biol., 1912.
- Perrot*, Kernfrage und Sexualität bei den Basidiomyceten. Stuttgart 1897.
- Percy Groom*, On the fusion of nuclei among Plants. Trans. and Proceed. of the Bot. Soc. of Edinburg, 1898.
- Petri*, La Formazione della spore nell' *Hydnangium carneum*. Nuova Giornale Botanico Italiano, 1902.
- Poirault* (1), Les phén. de karyokniese dans les Urédinées. C. R. Ac. Sc. 1895.
- (2), Sur quelques Champignons hypogés récoltés dans les Alpes maritimes. C. R. Congrès Av. Sciences de Nîmes, 1912.
- Poirault et Raciborski*, Sur les noyaux des Urédinées. Journ. de Bot., T. IX, 1895.
- Popta*, Beitr. zur Kenntnis der Hemiasci. Flora, 1899.
- Raciborski*, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise der *Basid. ranarum*. Flora, T. 82, 1896.
- Ramlow*, Zur Entw. von *Thelebolus stercoreus*. Bot. Zeitung 1906.
- Rawitscher, T.*, Beiträge zur Kenntnis der Ustilaginaen. Zeitsch. f. Bot., Nr. 10, 1912.
- Rhuland*, (1) Zur Kenntnis der intracellularen Karyogamie bei Basidiomyceten. Bot. Zeitung, 1901.
- (2), Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigioni* und einiger Permonosporen. Jahrb. f. wiss. Bot. T. XXXIV, 1904.
- Riddle*, Contr. to the cytology of the Entomophthoraceae. Amer. Ac. of Arts and Sc., T. XLII, 1906.
- Rudolph*, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft, 1912.
- Sadebeck*, Jahrb. Hamburg, wiss. Aust. 1894.
- Sands*, Nuclear structure and spore formation in *Microphaera alni*. Trans. Wisconsin Acad. Sc., T. 15, 1907.
- Sappin-Trouffy*, Rech. hist. sur la famille des Urédinées. Thèse de doct. ès Sciences, Paris 1896.
- Schikorra*, Über die Entwicklungsgeschichte von *Monascus*. Zeitschr. Bot., T. 1, 1909.
- Schwartz*, Observ. on *Asarum europeum* and its Mycorrhiza. Ann. of Botany, T. XXVI, 1912.
- Schiønning*, Nouvelle et singulière formation d'ascus dans une levure. Trav. du lab. de Carlsberg, 1895.
- Sharp*, Nuclear phenomena in *Puccinia Podophylli*. Bot. Gaz., T. 51, 1911.
- Stevens* (1), The compound Osphere of *Albugo Bliti*. Bot. Gaz., T. XVIII, 1899.
- (2), Gametogenesis and fertilization in *Albugo*. Bot. Gaz., T. XXXII, 1901.
- (3), Die Gametogenese und Befruchtung bei *Albugo*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. XIX, 1901.
- Stoppel*, *Eremascus fertilis*. Flora, T. 97, 1907.

- Sulc, K.*, Pseudovitelius und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitz der König. Böhm. Gesellschaft in Prag, 1910.
- Swellengrebel*, Sur la div. nucl. de la levure pressée. Annales de l'Institut Pasteur, 1905.
- Trow* (1) Observation on the Biology and cytol. of a new variety *Achlya Americana*. Ann. of Botany, T. XIII, 1899.
- (2), Observ. on the Biology and Cytol. of *Pythium ultimum*. Ann. of Bot., T. XV, 1901.
- (3), On the fertilization in the Saprolegniae. Ann. of Bot., T. XVIII, 1904.
- Vallory*, Sur la formation du périthèce dans la *Choetomium Kunzeanum*. C. R. Ac. Sciences T. 153, 1911.
- Voycicki*, Einige neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Basid. ranarum* Flora, T. XVIII, 1904.
- Vuillemin* (1), Dév. des azygospores d'*Entomophthora*. C. R. du Congrès de l'Ass. p. l'av. des Sciences, Paris, 1900.
- (2), Rech. morpholog. et morphogéniques sur la membrane des zygospores. Bull. mens. des séances de la Soc. des Sciences de Nancy, 1904.
- (3), Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progressus botanicae, 1907.
- Wager* (1), On the Structure and Reprod. of *Cystopus candidus*. Ib., T. X, 1896.
- (2), The Sexuality of the Fungi. Ann. of Bot., T. XIII, 1899.
- (3), The nucleus of the Yeast. Plant. Ann. of Botany, T. XII, 1898.
- (4), On the Fertilisation of *Peronospora parasitica*. Ann. of Bot., T. XIV, 1900.
- (5), Chromosome reduction in the Hymenomycetes. Report. Brit. Assoc. admauc Sc. Sheffield 1911.
- Wager* et *Miss Peniston*, Cytological observations on the Yeast-plant. Ann. Botan., T. 24, 1910.
- Wehmer*, Die Natur der lichtbrechenden Tröpfchen in den Sporen des Hausschwamms. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 291, 1911.
- Werth* et *Ludwig*, Zur Sporenbildung bei Rost- und Brandpilzen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., T. XXX, 1912.
- Westling*, Byss *Hochlamys nivea*, en förelingslänk mellan familjerna Gymnoascaceae och Endomycetaceae. Svensk. botan. Tidskr., T. 3, 1909.
- Wolf*, Spore formation in *Podospora anserina*. Ann. mycologici, T. X, 1912.
- Winge*, Encore le *Sphaerotheca Castagnei*. Bull. Soc. myc. de France 1911.
- Wisseling (van)*, Mikrochem. Unters. über die Zellwände der Fungi. Jahrb. f. wiss. Bot., T. XXXI, 1898.
- Woronichin*, Scripta Botanica 1906.

Neue Veröffentlichungen.

Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen. Von Prof. Dr. Ernst Küster.

1. Heft: Zonenbildung in kolloidalen Uledien. Mit 52 Abbildungen im Text. 1913. (X, 111 S. gr. 8^o). Preis: 4 Mark.

Inhalt: I. Aequidistante Zonen. 1. Entstehung der Liesegangschen Zonen in Gelatine. 2. Chemisch-physikalische Erklärung ihres Zustandekommens. 3. Kapillarversuche. 4. Große und kleine Rhythmen. 5. Polarität der Zonen. 6. Bildung von Zwischenlinien. 7. Pringsheim-Phänomen. 8. Abstand zwischen den Zonen. 9. Kristallisationszonen. 10. Selbstdifferenzierung der Chromatplatten. 11. Panaschierte Pflanzenorgane. 12. Gestreifte Blätter. — II. Frakturen, Verwerfungen u. a. 13. Anastomosen in den Liesegangschen Zonen. 14. Oberfläche und Glasseite der Gelatine. 15. Doppelringsysteme. 16. Zickzackketten und ähnliches. 17. Spiralen. 18. Wirkung der Fremdkörper. 19. Wirkung chemischer Spannungen in der Gelatine. 20. Radialstreifung der Diffusionsfehler. 21. Kristallisationszonen. 22. Membranverdickungen der Gefäße und Tracheiden. 23. Formkatalysatoren. 24. Schraubige Zellen und Zellenorgane. 25. Gestreifte Blätter. Gefichertes Mark. 26. Calciumoxalatkristalle und ihre Verteilung. 27. Zonen im Phloem und Xylem. 28. Dickenwachstum der Lianen. 29. Pigmentierung des Koniferenholzes. 30. Leitbündel in den „Staarsteinen“. 31. Jahresringe. 32. Hexenringe der Pilze. 33. Zonenbildung an Thallophyten. — III. Exzentrische Ringsysteme und polyzentrische Diffusionsfelder. 34. Erzeugung exzentrischer Ringsysteme. 35. Entstehung und Form der Verarmungszonen und polyzentrische Diffusionsfelder. 36. Kristallisationszonen. 37. Zeichnung der Bohnen. 38. Tüpfelgefäße. 39. Zellteilung und Zellnetz. 40. Sphärokristalle. 41. Stärkekörner. 42. Paramylonkörner. 43. Zellulose- und Gallertschichten. 44. Dickenwachstum der Sprosse und Wurzeln. 45. Hexenringe der Pilze. 46. Membranskulptur bei Diatomeen. — IV. Zoologische Betrachtungen. 47. Mikroskopische Befunde. 48. Schnecken. 49. Schmetterlinge. 50. Fische. 51. Vögel. 52. Reptilien. 53. Säugetiere. — Schluß: Erklärungsmöglichkeiten für das Zustandekommen eines „inneren Rhythmus“. — Namen- und Sachregister.

Das vorliegende Heft bildet das erste einer auf wenige Stücke berechneten Reihe von „Beiträgen zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen“. Die Arbeit berichtet von des Verfassers neuen Untersuchungen auf Grund des Liesegangschen Phänomens, wobei sich herausstellte, daß sich eine stattliche Reihe von Prozessen aus der Ontogenie der Pflanzen kausal erklären läßt. Der Verfasser bringt hiermit nicht nur neue Beiträge zur Morphologie der Pflanzen, sondern dürfte auch den entwicklungsmechanisch interessierten Botaniker auf brauchbare neue Erklärungsmöglichkeiten aufmerksam machen.

Die Gattung Hedera. Studien über Gestalt und Leben des Efeus, seine Arten und Geschichte. Von Friedrich Tobler, Münster i. W. Mit 57 Abbildungen. 1912. Preis: 6 Mark 50 Pf.

Inhalt: I. Die Gattung Hedera. — II. Die Arten: 1. *H. helix* Linné 1753. 2. *H. poetarum* Bertoloni 1827. 3. *H. canariensis* Willdenow 1008. 4. *H. colchica* Koch 1869. 5. *H. himalaica* nov. spec. 6. *H. japonica*. — III. Zur Physiologie des Efeus. 1. Dorsiventralität und Plagiotropismus. 2. Psychokline. 3. Rotfärbung. 4. Der Wechsel der Blattform. — IV. Der Efeu als Gartenpflanze. — V. Zur Geschichte des Efeus.

Streifzüge an der Riviera. Von Eduard Strasburger, o. ö. Professor an der Universität Bonn.

Dritte gänzlich umgearbeitete Auflage. Illustriert von Louise Reusch. Mit 85 farbigen Abbildungen im Text. (XXVI, 582 S.) 1913.

Preis: elegant broschiert 10 Mark, in Leinen gebunden 12 Mark, in Geschenkbund (Halbleder) 13 Mark.

Frankfurter Zeitung:

... Den Reisenden, die gern auch über die ihnen dort neu entgegentretenden Formen der Vegetation belehrt wären, kann schwerlich ein besserer Führer empfohlen werden, als das vorliegende Buch des Bonner Botanikers, das aber auch denen, die zu Hause bleiben müssen, eine lebhaft Vorstellung von den Herrlichkeiten der Riviera zu geben vermag, um so mehr als jetzt, in der neuen Auflage, die Schilderungen durch zahlreiche bunte Abbildungen unterstützt sind. ... So möge man denn an der Hand des berühmten Gelehrten, der so viel Sinn hat für die Schönheit der Natur und eine so gewandte Feder, sie zu schildern, seine Reise an die Riviera machen, sei es in Wirklichkeit, sei es in der Phantasie.

Neue Veröffentlichungen.

Vorlesungen über technische Mykologie. Von Dr. Franz Fuhrmann.

Dozent der technischen Mykologie und Chemie der Nahrungs- und Genußmittel an der technischen Hochschule und Privatdozenten der Bakteriologie an der Universität zu Graz. Mit 140 Abbild. im Text. 1913. (VIII, 455 S. gr. 8°.)

Preis: 15 Mark, geb. 16 Mark.

Inhalt: 1. Geschichte der technischen Mykologie. Fassung der Begriffe: Bakterien, Hefe, Schimmelpilze. — 2. Morphologie der vegetativen Bakterienzelle. — 3. Der feinere Bau der vegetativen Bakterienzelle. — 4. Teilung, Vermehrung und Bildung von Dauerformen bei Bakterien. — 5. Morphologie und Keimung der Sporen. Konidien, Arthrosporen. — 6. Chemie des Bakterienleibes. — 7. Allgemeines über Enzyme. Eiweißspaltende Enzyme. — 8. Kohlehydratspaltende Enzyme. Oxydasen. Gärungsenzyme. — 9. Biologie der Enzymbildung. Toxine, Farbstoffe. Leuchten der Bakterien. — 10. Physikalische Eigenschaften der Bakterienzelle. — 11. Nahrungstoffe und Nahrung der Bakterien. — 12. Physiologie des Bakterienstoffwechsels. Stickstoff- und Kohlensäurekreislauf. — 13. Physikalische und chemische Einflüsse auf das Bakterienwachstum. Sterilisation und Desinfektion. — 14. Fäulnis und Verwesung. Harnstoffzersetzung, Nitrifikation, Denitrifikation. — 15. Stickstoffbindung. — 16. Milchbakterien, Milchsäuregärung. — 17. Bakterien der Milchfehler. Butterbakterien, Butterfehler. Käseerzeugung, Käsefehler. — 18. Buttersäuregärung. Zellulosegärung. Pektinergärung. — 19. Selbsterhitzung und Selbstentzündung. Heu- und Sauerfutterbereitung. Kaffee- und Kakaofermentation. Mykologie der Gerberei. — 20. Einsäuerung von Gemüsen. Fadenziehen des Brotes. Bakterielle Senfzersetzung. — 21. Essigbakteriologie. — 22. Bakterien bei der Zuckerfabrikation. Farbstoffgärungen. Schwefel- und Purpurbakterien. — 23. Eisenbakterien. Nahrungsmittelkonservierung und Konservenzersetzung. — 24. System der Bakterien. — 25. Der feinere Bau der Hefezelle. — 26. Sporulation und Sporenkeimung. Chemie der Hefezelle. — 27. Physiologie und Biologie der Hefe. — 28. Hefereizung im großen. Mykoderma, Torula. — 29. System der Sproßpilze. Saccharomycesähnliche Pilze. — 30. Alkoholische Milchgärungen. Krankheiten von Bier und Wein. — 31. Schimmelpilze. — 32. Selbstreinigung von Gewässern und Abwassermykologie. — Sachregister.

Ein kurzes Lehrbuch der technischen Mykologie für Studierende der Hochschulen und für Naturwissenschaftler war schon lange ein Bedürfnis; denn es existierte bisher wohl eine große Spezialliteratur, aber kein kurzes modernes Werk, das zur Einführung in dieses Gebiet zu gebrauchen ist. Das Erscheinen dieses Werkes aus der Feder eines berühmten Fachgelehrten wird daher von vielen Seiten lebhaft begrüßt werden.

Einführung in die botanische Mikrotechnik. Von Hubert Sieben.

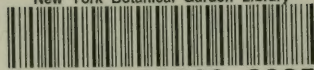
Techniker am Botanischen Institut der Universität Bonn. Mit 19 Textabbildungen. (VIII, 96 S. kl. 8°.) 1913.

Preis: 2 Mark.

Inhalt: Zur Einführung. Von Prof. Fitting. — Einleitung. — 1. Fixieren. (Zweck des Fixierens. Vorprüfung des Materials. Zeitpunkt des Fixierens. Allgemeine Maßregeln für das Fixieren. Fixiermittel. Fixiergemische). — 2. Das Auswaschen. — 3. Das Aufbewahren der Objekte. — 4. Entwässern. — 5. Das Durchtränken mit Paraffin. — 6. Das Einbetten in Paraffin. — 7. Einbettung sehr kleiner Objekte. — 8. Das Mikrotom. — 9. Die Herstellung der Schnitte. — 10. Das Aufkleben der Schnitte. — 11. Befreien der Schnitte vom Paraffin. — 12. Das Färben (Karminfarben. Hämatoxylinfarben. Teerfarben. Zeitlich getrennte Färbungen. Färbungen mit Farbgemischen). — 13. Das Konservieren der gefärbten Präparate. — 14. Umfärbung. — 15. Praktische Anweisungen für den Anfänger. — Anhang: Tabellarische Übersicht der wichtigsten Fixier- und Färbemittel. Instrumentarium des Arbeitstisches. — Sachregister.

Der Verfasser stellt in diesem Büchlein die im Bonner botanischen Institut seit Jahrzehnten bewährten Verfahren der Mikrotechnik sehr genau und allgemeinverständlich dar, so daß auch der wenig Geübte und der Anfänger die Handhabung versteht und zugleich eine Reihe von Rezepten und Vorschriften bekommt, die ihn mit der technischen Seite der botanischen Cytologie bekannt machen. Die weitesten Kreise der botanischen Interessenten werden dieses Büchlein gern als Führer gebrauchen.

New York Botanical Garden Library



3 5185 00288 3385

